

Värimonimuotoisen lehtopöllön saalisvalinta vaihtelevassa ravintotilanteessa

Kia Kohonen
Pro gradu -tutkielma
Ekologia ja evoluutiobiologia
Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta
Helsingin yliopisto
Toukokuu 2019

Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Koulutusohjelma – Utbildningsprogram – Degree Programme Biologian koulutusohjelma	
Tekijä – Författare – Author Kia Kohonen			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Värimonimuotoisen lehtopöllön saalisvalinta vaihtelevassa ravintotilanteessa			
Oppiaine/Opintosuunta – Läroämne/Studieinriktning – Subject/Study track Ekologia ja evoluutiobiologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu -tutkielma		Aika – Datum – Month and year Toukokuu 2019	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 49
<p> Tiivistelmä – Referat – Abstract Värimonimuotoisella lajilla on vähintään kaksi toisistaan eroavaa perinnöllistä värin ilmiä eli värimuotoa. Värimuoto ei riipu sukupuolesta eikä muutu yksilön kasvaessa tai ympäristötekijöiden vaikutuksesta. Usein värimonimuotoisuus johtuu melaniinintuotannon säätelyyn liittyvistä geneettisistä eroista, joiden uskotaan vaikuttavan pleiotrooppisesti myös yksilön muihin ominaisuuksiin, kuten aineenvaihduntaan ja käyttäytymiseen. </p> <p> Lehtopöllöllä (<i>Strix aluco</i>) on harmaa ja ruskea värimuoto, jotka eroavat toisistaan ekologisesti: ne suosivat erilaisia elinympäristöjä ja eroavat lisääntymisstrategialtaan ravintotilanteen vaihdellessa. Tässä työssä tutkin, suosivatko värimuodot eri saalista ja onko niiden saaliin massassa eroja. Koska pelto- ja metsämyyrä ovat lehtopöllölle tärkeää perusravintoa, olin erityisen kiinnostunut siitä, kuinka värimuotojen saalisvalinta riippuu elinympäristön myyrätiheydestä. </p> <p> Näitä kysymyksiä tutkiakseni tunnistin ja laskin kaikki saalisjäänteet eteläsuomalaiselta tutkimusalueelta vuosina 2013–2018 kerätyistä pönttöjen pesäpohjista. Vertasin saalislajien ja -ryhmien osuuksia kokonaissaaliista ylijäämävaurioiden saalisosuuksiin, jotka sain laskettua samalta alueelta vuosina 1978–2018 pesäkortteihin kirjatuista havainnoista pöntössä olevasta saaliista. Vaihtelevan ravintotilanteen vaikutusta tutkiakseni vertasin molempia aineistoja tietoihin saman alueen vuosittaisista myyrätiheyksistä. </p> <p> Tutkimuksessani selvisi, että vaikka molemmat värimuodot tuovat poikasille saman verran saalista, saalislajien ja -ryhmien osuudet värimuotojen ruokavaliassa eroavat toisistaan. Harmaan värimuodon saaliissa on suhteellisesti enemmän myyriä ja ruskean saaliissa suhteellisesti enemmän vesimyyriä, lintuja ja muita nisäkkäitä. Linnut ovat kummankin ravinnossa tärkeää korvaavaa ravintoa, kun myyrätiheys on pieni. Ruskean värimuodon saaliin lajidiiversiteetti on keskimäärin suurempi kuin harmaan, ja myyrätiheys vaikuttaa värimuotoihin eri tavoin: kun myyrätiheys kasvaa, ruskean värimuodon saaliin lajidiiversiteetti pysyy samana ja myyrien suhteellinen osuus kasvaa, kun taas harmaan värimuodon saaliissa lajidiiversiteetti kasvaa ja myyrien osuus pysyy samana. </p> <p> Tulokseni viittaavat siihen, että harmaa värimuoto on myyräspesialisti, joka monipuolistaa ravintoaan silloin, kun se tekee suuren pesyeen myyrätiheyden ollessa suuri. Ruskea värimuoto puolestaan hyödyntää generalistisesti monenlaista saalista, ja lisää myyrien osuutta ravinnossaan opportunistisesti silloin, kun myyrätiheys kasvaa. </p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords <i>Strix aluco</i>, värimuoto, värimonimuotoisuus, saalistus, myyräsykli, Etelä-Suomi			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Patrik Karell ja Katja Koskenpato			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Helsingin yliopiston digitaalinen aineisto HELDA			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

SISÄLLYSLUETTELO

1.	JOHDANTO.....	3
1.1	Värimonimuotoisuus.....	3
1.2	Lehtopöllön pesimisekologia.....	4
1.3	Lehtopöllön värimonimuotoisuus.....	4
1.4	Lehtopöllön värimuodot ja saalisvalinta.....	6
1.5	Tutkimuksen tavoitteet	7
2.	AINEISTO JA MENETELMÄT	9
2.1	Tutkimusalue, pöntöt ja pesäpohjat	9
2.2	Pesäpohja-analyysi.....	11
2.3	Luiden tunnistus ja laskeminen.....	12
2.3.1	Nisäkkäät	13
2.3.2	Linnut	14
2.3.3	Sammakot.....	15
2.4	Saaliin massan arviointi	16
2.5	Ylijäämävaino	17
2.6	Myräsykli ja myräpyynti.....	17
2.7	Tilastolliset analyysit	19
3.	TULOKSET	21
3.1	Lehtopöllön saaliin koostumus	21
3.2	Saaliin määrässä ei ole eroja värimuotojen välillä.....	22
3.3	Värimuotojen väliset erot saaliin lajidiuersiteetissä	23
3.4	Värimuotojen väliset erot saalisryhmien osuuksissa	25
4.	TULOSTEN TARKASTELU	33
4.1	Lehtopöllön saalisvalinta	33
4.2	Ruskea ja harmaa koiras tuovat saalista yhtä paljon.....	36
4.3	Värimuoto ja myrätiheys vaikuttavat saalislajidiuersiteettiin.....	38
4.4	Värimuodot painottavat ravinnossaan eri saalista myrätiheydestä riippuen..	39
4.5	Saalistavatko värimuodot eri ympäristöissä?.....	42
4.6	Erilaiset saalistusstrategiat auttavat lajia sopeutumaan	43
4.7	Virhelähteet.....	44
5.	KIITOKSET	46
6.	KIRJALLISUUS	47

1. JOHDANTO

Yksi evoluutiobiologian peruskysymyksistä on, miten geneettinen monimuotoisuus säilyy populaatioissa. Geneettisellä monimuotoisuudella tarkoitetaan sitä, että populaatiossa esiintyy toistuvasti ja samanaikaisesti vähintään kahta erilaista genotyyppiä, jotka voidaan selvästi erottaa toisistaan (Tirri ym. 2001). Monimuotoisuudesta hyvä esimerkki on populaatiossa esiintyvä värimonimuotoisuus, eli geneettisesti säädelty, ilmiasuissa eli fenotyypeissa havaittava värierö. Eri fenotyyppien kelpoisuutta tutkimalla voidaan ymmärtää paremmin geneettisen vaihtelun säätelyä (Majerus 1998).

1.1 Värimonimuotoisuus

Värimonimuotoisuus tarkoittaa sitä, että lajin sisällä on kahta tai useampaa perinnöllistä värimuotoa, joihin ei vaikuta esimerkiksi ympäristö tai yksilön ikä tai sukupuoli. Usein värimuoto riippuu melaniinin määrää säätelevien geenien eroista. Ihon, turkin ja höyhenten väriin vaikuttavaa melaniinia on kahta tyyppiä, eumelaniinia ja feomelaniinia. Eumelaniini tuottaa mustia, harmaita ja ruskeita sävyjä; feomelaniini punaisia (Roulin ym. 2008).

Melaniinin määrää säätelevien geenien arvellaan liittyvän pleiotrooppisesti muihin eliön ominaisuuksiin, kuten aineenvaihdunnan nopeuteen, lämmönsäätelyyn tai käyttäytymiseen (Ducrest ym. 2008). Käyttäytymiserojen esimerkkinä toimii mm. aggressio: mitä melanistisempi yksilö, sitä aggressiivisempi se on (Da Silva ym. 2013).

Mikäli värimuotojen kelpoisuus eroaa, kelpoisemman fenotyypin tulisi ajan kuluessa syrjäyttää vähemmän kelpoinen fenotyyppi. Kelpoisuudeltaan erilaisetkin värimuodot voivat esiintyä samassa populaatiossa välttämällä suoraa keskinäistä kilpailua; hyödyntämällä eri ekolokeroita, esimerkiksi erilaista saalista, tai mikäli värimuotojen kelpoisuus riippuu ajallisesti tai paikallisesti vaihtelevista ympäristöolosuhteista (Roulin ym. 2004). Vaihtelevissa olosuhteissa siis myös värimuotojen kelpoisuus vaihtelee, jolloin yksi värimuoto ei helposti syrjäytä muita. Vaihteleva ravintotilanne on yksi tekijöistä, joka voi vaikuttaa eri värimuotojen kelpoisuuteen eri tavoin.

1.2 Lehtopöllön pesimisekologia

Lehtopöllö (*Strix aluco*) pesii palearktisella alueella, eteläisessä Suomessa levinneisyytensä pohjoisrajalla, ja pohjoisesta sijainnista huolimatta suosii lehtimetsiä täälläkin (Sunde ym. 2001). Suomeen lehtopöllö on levittäytynyt 1800-luvun lopulla, ja tällä hetkellä pesiviä pareja on 1200–1300 (Saurola ym. 2015).

Lehtopöllölle tärkeää ravintoa ovat etenkin pienet myyrät, kuten peltomyyrä (*Microtus agrestis*) ja metsämyyrä (*Myodes glareolus*), ja myyrien runsaus kasvattaa lehtopöllön pesimismenestystä (Karell ym. 2009). Vesimyyrä (*Arvicola amphibius*) on lisääntymisaikana tärkeä saalislaji etenkin pienten myyrien puuttuessa (Kekkonen ym. 2008). Lehtopöllö on kuitenkin hyvin joustava saalisvalinnassaan (Obuch 2011), ja saalistaa runsaasti myös muita pieniä nisäkkäitä sekä lintuja, sammakoita ja suuria hyönteisiä (Mikkola 1983). Saalis vaihtelee vuodenaikojen mukaan (Jędrzejewski ym. 1994; Petty 1999), mutta etenkin lisääntymisaikana suurin saalismassa tulee vesimyyristä ja linnuista (Kekkonen ym. 2008). Lehtopöllön tyypillinen saalistustekniikka on yöllinen ”istu-ja-odota”, eli se istuu oksalla tai esimerkiksi sähköpylväällä tarkkailemassa ympäristöä, kunnes havaitsee saaliin ja lehahtaa sen kimppuun (Mikkola 1983; Saurola ym. 2015).

Lehtopöllö on hyvin reviiriuskollinen, ja pariskunnan pariside on vahva (Karell ym. 2009; Saurola ym. 2015). Sukupuolten välinen roolijako on pesimisaikana hyvin selkeä: naaras hautoo ja puolustaa pesää, koiras saalistaa pääasiassa yksin sekä naaraalle että poikasille (Mikkola 1983; Karell ym. 2009). Pesyeen koko on 2–6 poikasta (Génsbøl ym. 1997). Vanhemmat ruokkivat poikasia vielä yli kaksi kuukautta sen jälkeen, kun poikaset ovat poistuneet pesästä (Sunde 2008; Saurola ym. 2015).

1.3 Lehtopöllön värimonimuotoisuus

Lehtopöllöllä on kaksi värimuotoa, harmaa ja ruskea (kuva 1), joskin myös välimuotoisia yksilöitä esiintyy, ja ”ruskeusaste” riippuu feomelaniinin määrästä (Gasparini ym. 2009). Värimuoto on voimakkaasti ja mendelistisesti periytyvä ominaisuus (Brommer ym. 2005; Karell ym. 2011). Lehtopöllökoiraat ja -naaraat voivat olla kumpaa tahansa värimuotoa (Galeotti & Cesaris 1996), ja yksilöt valitsevat puolisonsa värin suhteen sattumanvaraisesti (Brommer ym. 2005).



Kuva 1. Lehtopöllön harmaa (vasemmalla) ja ruskea värimuoto. Kuvat: Katja Koskenpato.

Suomessa harmaa värimuoto on vuosikymmeniä ollut ruskeaa yleisempi (Karell ym. 2011). Glogerin säännön mukaan eliöt ovat sitä vaaleampia, mitä kauempana päiväntasaajasta ne elävät (Gloger 1833), mikä voi liittyä vaaleuden tuomaan suojaväriin lumisessa ympäristössä (Stevens & Merilaita 2011). Lehtopöllön harmaan värimuodon höyhenet eristävät lämpöä paremmin kuin ruskean (Koskenpato ym. 2016), ja lisäksi ruskeiden yksilöiden aineenvaihdunnan on havaittu olevan nopeampi (Piault ym. 2009). On siis mahdollista, että ruskean värimuodon energiankulutus on harmaata suurempi, mikä tekee selviytymisestä kylmässä, ravintoniukassa talviympäristössä haasteellista, mutta tästä ei ole vielä olemassa puoltavia tuloksia. Ruskeiden yksilöiden kuolleisuus on lumisina ja kylminä talvina harmaita suurempi; talvien lauhtuminen ja lumipeitteen väheneminen onkin johtanut ruskean värimuodon runsastumiseen (Karell ym. 2011).

Harmaiden lehtopöllöjen elinikäinen lisääntymismenestys on parempi kuin ruskeiden, koska ne elävät kauemmin ja ehtivät siksi tuottaa enemmän poikasia (Brommer ym. 2005). Toisaalta ruskeiden lehtopöllöjen poikasista suhteessa useampi pääsee lisääntymään itse (Emaresi ym. 2014), joten määrä ei aina korvaa laatua. Lehtopöllön harmaa värimuoto säätelee lisääntymispanostaan ympäristöolosuhteista riippuen tuottamalla laadusta tinkien huonoina vuosina vähän poikasia ja hyvinä paljon, kun taas ruskean lisääntymispanos pysyy tasaisena, eli se tuottaa resurssien määrästä riippumatta

muutaman hyvälaatuisen poikasen (Emaresi ym. 2014). Resursseiltaan vaihtelevassa ympäristössä (esim. boreaalivyöhykkeen myyräsykli) harmaan värimuodon strategia lienee kelpoisempi, mutta tasaisen tuotteliaassa ympäristössä (esim. Keski-Euroopan lauhkeat lehtimetsät) laadukkaita poikasia tuottava ruskea värimuoto (Emaresi ym. 2014) pärjää harmaata paremmin. Lisääntymispanostus on tiiviisti yhteydessä energian saantiin, joten lehtopöllön värimuotojen erilainen lisääntymisstrategia viittaa erilaisiin tapoihin hyödyntää saatavilla olevaa energiaa, eli saalista, etenkin huonoina myyrävuosina.

1.4 Lehtopöllön värimuodot ja saalisvalinta

Harmaan värimuodon frekvenssi Euroopan populaatioissa vaikuttaa kasvavan pohjoista ja itää kohti, kun taas ruskea on yleisempi eteläisessä ja läntisessä Euroopassa (Koskenpato, Morosinotto, Gunko, Lehikoinen & Karell, julkaisematon aineisto). Tästä johtuen ruskea värimuoto lienee sopeutunut etelän monipuoliseen ravintoon, mikä voi ilmetä generalistisina piirteinä saalisvalinnassa myös täällä pohjoisessa. Koska specialistipeto on generalistia tehokkaampi saalistaja silloin, kun specialistin pääravintolajia on runsaasti saatavilla (Terraube ym. 2011), pohjoisen myyräsykliin myös lisääntymisstrategialtaan sopeutunut harmaa värimuoto saattaa vastaavasti osoittaa specialistista saalisvalintaa.

Populaation sisällä värimuodot näyttävät suosivan erilaisia elinympäristöjä (Galeotti ja Ceasaris 1996). Myös Schenk (2018) havaitsi pro gradu -työssään (tutkimuspopulaatio on sama kuin tässä työssä), että ruskeat lehtopöllönaaraat suosivat harmaita enemmän reviiirejä, joissa on suhteellisesti enemmän avointa maisemaa ja vanhaa metsää. Koiraiden, jotka toimivat ravinnonhankkijoina pesimisaikaan, välillä ei kuitenkaan eroja ollut. Näissä tutkimuksissa tutkittiin ainoastaan pesän lähiympäristön habitaattia. Sitä, missä koiraat todella saalistavat, ei ole tutkittu. On mahdollista, että pöllöjen reviiireillä on mikrohabitaatteja, joissa eri värimuotojen saalistenestys eroaa, esimerkiksi suojavärin tai saalistustekniikan vuoksi, ja koiraat hakeutuvat sinne, missä niiden saalistusmenestys on paras (Tate & Amar 2017). Mikäli ruskeat ja harmaat lehtopöllökoiraat parasta saalistusmenestystä tavoitellessaan saalistavat erilaisissa mikrohabitaateissa, voidaan niiden saalislaajistossa olettaa olevan eri painotuksia, sillä eri ympäristöissä tarjolla oleva saalis vaihtelee.

Saalisvalinnassa voi olla eroa myös ympäristöstä riippumatta. Tätä hypoteesia tukee Roulinin (2004) havainto siitä, että tornipöllön (*Tyto alba*) vaalea ja tumma värimuoto metsästävät ensisijaisesti eri saalista, vaaleat *Apodemus*-suvun hiiriä ja tummat kenttämyyriä. Saalisvalinnan ero näyttää riippuvan ensisijaisesti siitä, että vaalea ja tumma värimuoto metsästävät tehokkaammin eri saalislajeja, ei niinkään siitä, että värimuodot eläisivät eri elinympäristöissä (Roulin 2004). On mahdollista, että värimuodot hyötyvät höyhenpukunsa tuomasta suojaväristä tietyissä ympäristöissä tai tiettyjen saalislajien suhteen, tai ne käyttävät eri saalistustekniikkaa, mikä johtaa saalisvalinnan painotuseroihin (Roulin 2004). Lehtopöllön tumma värimuoto on aggressiivisempi kuin vaalea (Da Silva ym. 2013), eli niiden käyttäytyminen eroaa. Tämäkin tukee hypoteesia siitä, että värimuodoilla voi olla erilaisia saalistusstrategioita.

1.5 Tutkimuksen tavoitteet

Lehtopöllön ja sen kahden värimuodon saalisvalintaa tutkiakseni hyödynnän lehtopöllön pesäpohjista keräämääni saalisjäänneaineistoa. Vaikka saalisjäänneanalyysi ei koskaan anna täysin todenmukaista kuvaa lintujen ravinnosta (Brommer ym. 2003) se on kuitenkin laajasti käytetty ja vertailukelpoinen menetelmä (esim. Karell 2007, Kekkonen ym. 2008). Roulin ja Wink (2004) totesivatkin hiiri- (*Buteo*) ja lintuhaukkojen (*Accipiter*) värimonimuotoisuutta tutkiessaan, että yksityiskohtainen tieto värimuotojen ravinnosta ja saalistusmenestyksestä on tärkeää, mutta koska petolintujen kokeelliset tutkimukset ovat hankalia toteuttaa, havainnointi on välttämätöntä. Pesäpohja-analyysillä tähtään tähän yksityiskohtaiseen havainnointiin.

Pesäpohjia on kuuden vuoden ajalta (2013–2018), joten vaikka aineistosta saa tarkkaa tietoa saalislajeista ja määristä, se rajoittuu melko lyhyelle ajanjaksolle. Tästä johtuen vertaan saatua aineistoa lajeista ja yksilöiden määristä samalta alueelta n. 40 vuoden aikana (1979–2018) kerättyyn pesäkorttiaineistoon, johon on kirjattu pesäkäynneillä havaittu ylijäämävainio (saalis, jota emo tai poikaset eivät ole vielä ehtineet syödä, ns. varastoravinto). Tämän vuoksi käytän pesäkorttiaineistosta myös termiä ylijäämävainioaineisto. Lisäksi käytössäni on aineisto myyrätiheydestä, joka on kerätty samalta tutkimusalueelta vuosina 1981–2018.

Näitä kolmea aineistoa vertaamalla voin arvioida, kuinka pesäpohjia läpikäymällä saatu aineisto korreloi havaintoihin pesän ylijäämävinnosta, sekä tutkia, tapahtuuko saalisvalinnassa muutoksia ravintotilanteesta riippuen.

Tässä työssä keskityn näihin tutkimuskysymyksiin: 1) Onko värimuotojen pesään tuoman saaliin määrässä eroa? Miten se riippuu myyrien määrästä? 2) Onko harmaan ja ruskean värimuodon saalisvalinnassa eroa? 3) Mistä saalislajeista harmaan ja ruskean värimuodon saalis koostuu, kun myyräkanta (pääravinto) vaihtelee?

Päähypoteesini on, että lehtopöllön ruskea ja harmaa värimuoto ovat sopeutuneet eri ympäristöihin (mikrohabitaatteihin), minkä vuoksi ne saalistavat erilaista ravintoa, ja niiden vaste myyrätiheyden vaihteluun ilmenee erilaisina saalistuspreferensseinä. Hypoteesini on, että eteläisen Euroopan moninaiseen ravintoon sopeutuneen, mahdollisesti harmaata generalistisemmin saalistavan ruskean värimuodon saalisvalinnassa ilmenee suurempaa lajidiversiteettiä kuin harmaan. Lisäksi hypoteesini on, että ruskea ja harmaa värimuoto painottavat saalisvalinnassaan eri saalislajeja (Roulin 2004), eli saalislajien massan tai yksilömäärien osuudet ravinnossa eroavat toisistaan.

Ruskeiden lehtopöllöjen poikaset ovat pesästä lähtiessään parempikuntoisia kuin harmaiden vanhempien (Emaresi ym. 2014), joten ruskean värimuodon poikasille tuoman saalismassan voisi olettaa olevan suurempi. Oletan, että harmaa värimuoto on sopeuttanut lisääntymisstrategiansa vaihtelevaan myyräkantaan, joten myös sen saalismassa vaihtelee spesialistipedon oloisesti myyrätiheyden mukaan (Terraube ym. 2011; Emaresi ym. 2014). Hypoteesini on, että ruskea värimuoto ei ole yhtä riippuvainen myyräsyklin vaiheista, vaan se hyödyntää korvaavaa saalista ja sen tuoma saalismassa pysyy tasaisena myyristä riippumatta. Rastaankokoiset linnut ja vesimyyrät ovat molemmille värimuodoille tärkeää korvaavaa ravintoa, kun myyrävuosi on huono (Kekkonen ym. 2008; Solonen ym. 2015).

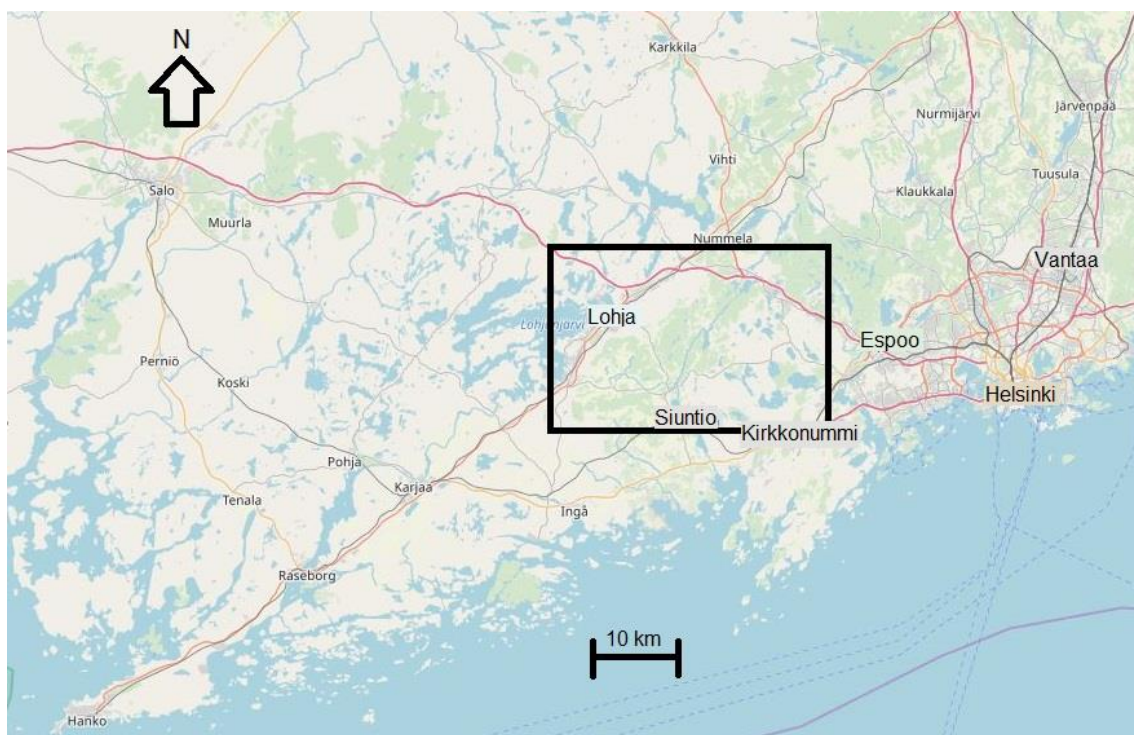
2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1 Tutkimusalue, pöntöt ja pesäpohjat

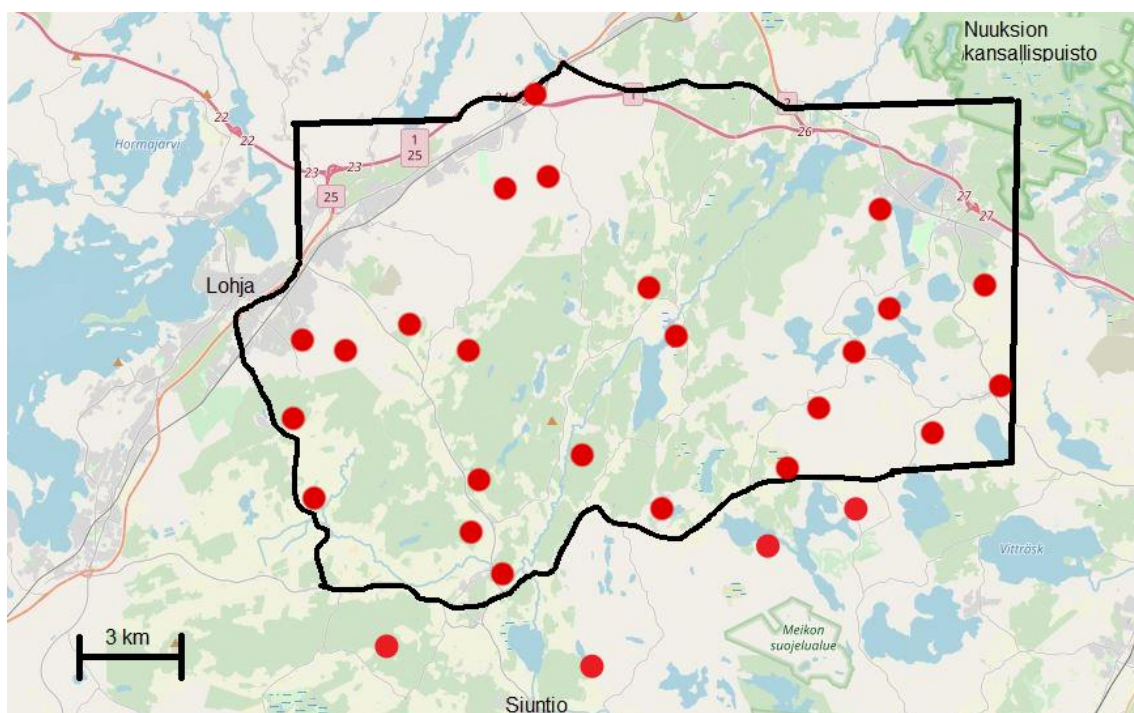
Kimpari Bird Project -lintuharrastajaryhmän vuosina 1977–78 perustama ja Kari Aholan ja Teuvo Karstisen johdolla monitoroitu eteläsuomalainen tutkimusalue (kuvat 2 ja 3) kattaa n. 250 km² kokoisen alueen Kirkkonummen, Siuntion ja Lohjan seudulla. Pönttöjä on perustamisesta lähtien asetettu paikoille, joissa huhuilua on havaittu, yhteensä noin 90 kappaletta. Vuosina 2013–2018 Patrik Karellin johdolla pöntötettyä aluetta on laajennettu alkuperäisen tutkimusalueen eteläpuolelle (kuva 3). Keväällä 2018 lehtopöllöjen käytettävissä oli yhteensä noin sata pönttöä. Vuosina 2013–2018 pesiminen on kuitenkin ollut heikkoa, ja pesäpönttöjen suuresta määrästä huolimatta onnistuneita pesintöjä on ollut vain kymmenisen pesintää vuosittain. Osa pesäpöntöistä reviireineen on ollut muita suosituimpia ja niitä on asutettu useampana vuotena.

Lehtopöllö oksentaa saaliin sulamattomat osat, kuten luut, karvat ja höyhenet, ja oksennuspallot hajoavat ja sekoittuvat pesäpöntön pohjalle pantuun kutteripuruun (n. 10 cm) eli pesäpohjaan, ja näitä sulamattomia osia läpikäymällä saadaan tietoa koiraan tuomasta ravinnosta. Tutkimusaineistona on 35 lehtopöllön pesäpohjaa, jotka Patrik Karell ryhmineen on kerännyt tutkimusalueelta vuosina 2013–2018. Syksyllä 2018 osallistuin myös itse pesäpohjien keräämiseen. Tässä työssä hyödynsin pesäpohjia vain pesinnöistä, joissa koiras oli otettu kiinni ja sen väri määritetty, joten aineistoksi sopivia pesäpohjia oli vähemmän kuin kerättyjä pesäpohjia kaikkiaan.

Vaihdettaessa syksyisin pesäpönttöihin puhtaat purut pesäpohjat saalisjäänteineen on kerätty muovikasseihin. 2013–2017 kerätyt pesäpohjat on säilytetty lämpimässä, mikä on saanut pesäpohjissa eläneet hyönteiset, kuten lintukirput, keratiinia syövät Tineidae-heimon toukat (Nasu ym. 2012) pääosin päättämään elinkiertonsa pesissä ja poistumaan luonnollisesti. Kesällä 2018 pakastin pesäpohjia vähintään 2 vuorokautta, mutta keskimäärin 34 vuorokautta, -18:ssa Celsius-asteessa ennen ensimmäisen käsittelyn aloittamista tappaakseni viimeiset hyönteiset, ja myrkytin ne tarpeen mukaan hyönteismyrkällä. Lokakuussa 2018 keräämämme pesät veimme suoraan pakastimeen ja pakastin niitä 55 vuorokautta -18:ssa Celsius-asteessa ennen ensimmäisen käsittelyn aloittamista.



Kuva 2. Tutkimusalue. (Kartta: Paituli paikkatietopalvelu.)



Kuva 3. Tutkimusalue sekä pesäpohja-analyysissä käytettyjen pesien (punaiset merkit) sijainti tutkimusalueella. Mustalla rajattu alue kuvaa alkuperäistä Kimpari Bird Project -tutkimusalueetta, ja sen ulkopuolelle jäävät pönttö on lisätty vuodesta 2013 alkaen. Yksi pesäpohja-aineiston pönttö jää kartan ulkopuolelle Siuntioista lounaaseen. (Kartta: Paituli paikkatietopalvelu.)

2.2 Pesäpohja-analyysi

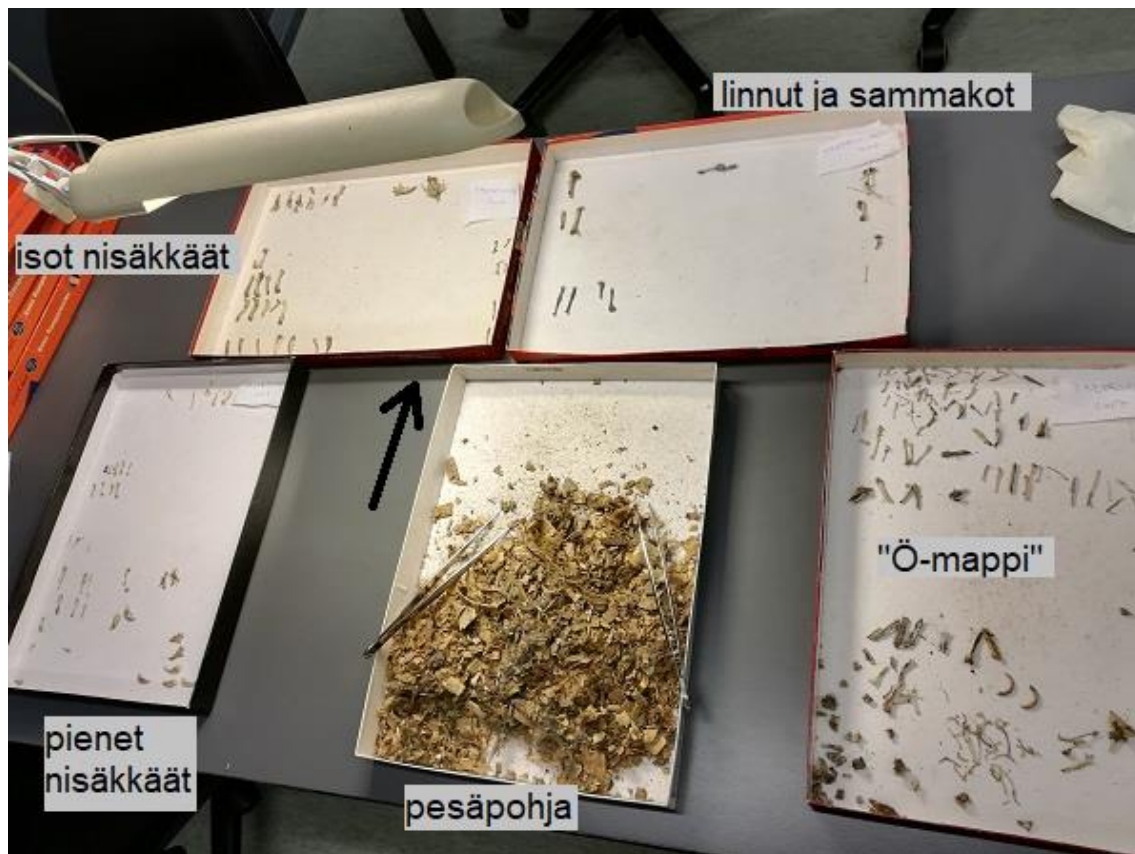
Pesäpohja-analyysissä kävin pesäpohjat yksitellen läpi ja keräsin talteen saalisjäänteet. Jäänteistä tunnistin pikkunisäkkäiden, lintujen, sammakoiden ja muiden saaliseläinten luut lajilleen tai suvulleen, laskin yksilömäärät ja muunsin luvut saaliin massaksi, jotka edelleen muunsin saalislajien suhteelliseksi osuuksiksi. Tätä menetelmää on käytetty paljon pöllöjen ekologisessa tutkimuksessa (esim. Karell 2007; Kekkonen ym. 2008).

Otin pesäpohjamuovikassit pakastimesta huoneenlämpöön päivää tai kahta ennen käsittelyn aloittamista. Mikäli materiaali oli kuivaa, se oli sellaisenaan valmista käsittelyyn. Mikäli se oli kosteaa ja kokkareista, levitin sen n. 2 cm kerrokseksi pahvisille tarjottimille ja rikoin kokkareita varovasti käsin nopeuttaakseni kuivumista, jonka annoin tapahtua yön yli. Noin vuorokausi riitti kuivattamaan purun niin, että se hajosi pinseteillä käsitellessä melko helposti.

Kaadoin pahvitarjottimille kerrallaan n. 3–4 dl pesäpohjaa ja ravistelin sen tasaisesti tarjottimelle. Tässä vaiheessa keräsin heti talteen havaitsemani saalisjäänteet, ja rapsutusta helpottaakseni otin pääosin sivuun suuret risut, kutteripurun seassa alusta asti olleet puupalaset, naulat ja muut ylimääräiset esineet – tarkistin myös ne siltä varalta, että niihin olisi tarttunut saalisjäänteitä.

Jopa vuosia huoneenlämmössä seisoneissa pesäpohjissa (pesäpohjat vuosilta 2013–2016) Tineidae-heimon toukat olivat pääosin ehtineet syödä karvat ja höyhenten pehmeät osat, joten alkuperäisistä oksennuspallojen saalisjäänteistä jäljellä oli pääasiassa vain luita ja sulkien ruotoja. Rapsutin sahanpurua vähän kerrallaan atuloilla pitkin pohjaa, ja käytin toista pinsettiparia apuna rikkoessani auki (harvoja ehjinä säilyneitä) oksennuspalloja sekä ulosteen tai Tineidae-toukkien kutoman seitin muodostamia purukokkareita. Koska toukat käyttävät keratiinia ravinnokseen, oli selvää, että ne keskittyivät saalisjäänteiden ympärille, ja juuri seitin keskeltä löytyi usein esimerkiksi leukoja, kalloja ja suuria raajojen luita.

Etenin tarjottimella johdonmukaisesti yhdeltä lyhyeltä sivulta toiselle pitäen selvän rajan käsitellyn ja käsittelemättömän purun välillä, jotta saatoin olla varma, että olen käynyt kaiken läpi (kuva 4). Lopuksi vielä ravistelin tarjotinta hiukan ja sekoitin purua pinseteillä nostaakseni pintaan mahdolliset huomaamatta jääneet jäänteet.



Kuva 4. Jätin pesäpohjatarjottimelle aloittaessani tyhjää tilaa, jonne vain nuolen suuntaan siirtää jo läpikäymääni pohjamateriaalia. Lajittelin kaikki löydöt välittömästi lajin ja luun mukaan eri tarjottimille. Kaikkia luuta, kuten kylkiluita, kynsiä, lintujen rikkiäisiä kallon ja lantion osia, ei voi käyttää tunnistamiseen, mutta otin ne silti talteen "Ö-mappi"-tarjottimelle.

2.3 Luiden tunnistus ja laskeminen

Luiden tunnistuksessa käytin apuna teoksia Suomen pöllöt (Saurola 1995) ja Pohjolan nisäkkäät (Siivonen ja Sulkava 2002) sekä bio- ja ympäristötieteellisen tiedekunnan luurankokokokeelmaa. Hannu Pietiäinen ohjasi ja oli apuna tunnistustyössä.

Lajittelin kaikki löytämäni luut ja niiden tunnistettavissa olevat palaset saalislajeittain tai -ryhmittäin, ja määritin ne oikean ja vasemman puolen luiksi (kuva 5), kun se oli mahdollista (esim. lintujen nilkka- ja tarsometatarsus – on lähes samannäköinen molemmissa raajoissa). Tämän tarkoitus on ehkäistä saalisyksilöiden lukumäärän yliarviointia. Yksilömääriä laskiessa se lajin tai ryhmän luo, jota löytyi eniten, kuvasi lajin tai ryhmän kokonaisuuslukumäärää pesäpohjassa.



Kuva 5. Vesimyyrän kallo sekä leuka-, reisi-, sääri-, lantio- ja olkaluita jaoteltuna oikean ja vasemman puolen luiksi (lantioluut asetettu pareiksi).

2.3.1 Nisäkkäät

Nisäkäslajista ja saalisyksilön iästä riippuen tunnistettaviksi saalisjäännöksiksi päätyy yleensä pitkiä ja vahvoja raajojen luita (olka-, kyynär-, reisi- ja sääriluut), lonkkaluita sekä leukoja ja kalloja. Lukuun ottamatta nuoria yksilöitä, joiden luut ovat vielä osittain pöllön mahalaukussa sulavaa rustoa, nisäkkäät on melko helppoa tunnistaa saalisjäänteistä lajilleen tai suvulle luiden erityispiirteiden perusteella (Brommer ym. 2003; Solonen ym. 2015).

Päästäiset, metsä- ja peltomyyrät, metsähiiret ja pienet hiiret tunnistin leuoista, ja koska leuat on helppo määrittää oikeaksi ja vasemmaksi, lopulliseksi tulokseksi laskin sen puolen leuoista, joita oli enemmän. Mikäli raajojen luita (yleensä reisiluita) oli enemmän

kuin leukoja, oli myös ne otettava huomioon laskemisessa. Koska metsä- ja peltomyyrän raajojen luita on vaikea erottaa toisistaan, otin suhdeluvun leukojen lajikohtaisesta lukumäärästä, ja suhteutin raajojen luiden lukumäärän pelto- ja metsämyyriksi leukojen suhdeluvun avulla. Näin sain parhaan mahdollisen arvion metsä- ja peltomyyrien lukumäärästä.

Vesimyyrä, rotta ja jänis ovat suuria saaliita, jotka emon on välttämätöntä paloitella poikasille. Usein jompikumpi emoista nappaa tällaisen saaliin pään itselleen ravinnoksi ja oksentaa jäänteet ulos pesästä (Stave 2015), joten näiden nisäkkäiden kalloja tai leukoja löytyy pesäpohjista hyvin harvoin. Tämän vuoksi suurehkot nisäkkäät on tunnistettava raajojen luista. Lehtopöllön saalistamien jänisten poikasten luut ovat kuitenkin usein vielä hyvin rustoisia, etenkin pitkien luiden päät, joista tunnistaminen on helpointa, ovat yleensä vielä luutumattomia ja sulavat pöllön mahalaukussa (Brommer ym. 2003). Muut nisäkkäät – kuten liito-orava, lepakko, lumikko ja kontiainen – tunnistin niille tyypillisistä luista, jotka eroavat selvästi myyristä.

2.3.2 Linnut

Lintujen ontot luut hajoavat pöllöjen ruoansulatuksessa tai viimeistään pesäpohjassa herkästi, joten luista jäljelle jäävät yleensä vain raskastekoisimmat; reisiluu, sääriluu (tibiotarsus, joka muodostuu yhteen kasvaneista nilkkaluista ja sääriluusta), nilkkaluu (tarsometatarsus, joka muodostuu yhteen kasvaneista nilkka- ja jalkapöydän luista), olkaluu, kyynärluu ja kämmenluu (carpus). Näistä olkaluu ja nilkkaluu ovat pesäpohjissa yleensä runsaslukuisimpia. Koska lajilleen tai edes suvulleen tunnistaminen on pelkkien luiden perusteella hyvin vaikeaa, ellei mahdotonta, määritin linnut olkaluun ja nilkkaluun koon perusteella ryhmiin (kuva 6): suuret linnut, rastaankokoiset, peiponkokoiset sekä pienet linnut. Tätä ryhmäjakoa käytetään yleisesti pesäpohja-analyysissä (esim. Solonen ja Karhunen 2002). Olkaluut on helppo määrittää vasemmaksi ja oikeaksi, mutta nilkkaluita ei. Tämän vuoksi olkaluista saatava tulos on luotettavampi kuin nilkkaluista, ja käytin sitä, ellei nilkkaluiden kahdella jaettu lukumäärä ollut huomattavasti suurempi.



Kuva 6. Rastaankokoisen, peiponkokoisen ja pienen linnun olka- ja nilkkaluiden kokoero suhteessa toisiinsa.

2.3.3 Sammakot

Sammakoista keräsin kaikki helposti tunnistettavat osat: olka, kyynärvärttinäluu, lantio, reisi ja sääri (Solonen ja Karhunen 2002). Niistä on hyvin vaikea määrittää oikeaa ja vasenta, joten laskin kaikki tietyn luuryhmän luut yhteen, ja mikäli tulos oli pariton, lisäsin siihen yhden (parillinen määrä raajoja), ja jaoin tuloksen kahdella. Sammakoiden lukumäärän määritin niistä luista, jotka antoivat suurimman tuloksen.

En määritellyt sammakoita tarkemmin, sillä Suomessa esiintyvistä lajeista ruskosammakko (*Rana temporaria*) on selvästi yleisin, ja levinneisyytensä ja elintapojensa perusteella todennäköisin saalis lehtopöllölle. Esim. viitasammakko (*Rana arvalis*) on harvinainen ja viettää piilottelevaa elämää, ja muita lajeja esiintyy vain harvakseltaan Lounais-Suomessa (Koli 2016). Rupikonna (*Bufo bufo*) on epätodennäköinen saalis myrkyllisyytensä vuoksi. *Rana*-suvun lajeja ei ollut mielekästä tämän tutkimuksen puitteissa alkaa tunnistaa luiden perusteella.

2.4 Saaliin massan arviointi

Saalismassan arvioin kertomalla pesäpohjasta löytyneiden jäänteiden perusteella laskemani yksilömäärän lajin tai ryhmän keskiarvomassalla (taulukko 1). Nämä yhteen laskemalla sain kokonaismassan saaliista, jonka koiras on pesään tuonut. Laji- ja ryhmäkohtaisista absoluuttisista massa-arvoista laskin vielä suhteelliset arvot, jotta voin vertailla saalislajien jakaumaa eri koiraiden ja pesintöjen välillä.

Taulukko 1. Saaliin massan arvioinnissa käytetyt keskiarvomassat. Lähde 1: Siivonen ja Sulkava 2002. 2: Juutilainen 1998. 3. Karell 2002. 4: Bjärvall ja Ullström 2010. 5. Yksi havainto, arvioitu silmämääräisesti.

*320 g on keskimääräisen jäniksen poikasen massa, mutta massa arvioitiin 150 grammaksi, jos luut olivat erityisen pieniä ja viittasivat hyvin pienikokoiseen poikaseen.

laji	g	lähde
<i>Arvicola amphibius</i> (vesimyyrä)	177	1
<i>Microtus agrestis</i> (peltomyyrä)	25	3
<i>Myodes glareolus</i> (metsämyyrä)	22	1
<i>Sorex spp.</i> (päästäiset)	7	2
suuret linnut	350	2
rastaan kokoiset	90	
peipon kokoiset	23	2
pienet linnut	11	2
<i>Apodemus flavicollis</i> (metsähiiri)	26	1
<i>Micromys, Sicista</i> (pienet hiiret)	8	1
<i>Rattus norvegicus</i> (rotta)	257	2
<i>Pteromys volans</i> (liito-orava)	133	1
<i>Lepus spp.</i> (jänikset)	320/150*	2
lepakko	16	4
<i>Mustela nivalis</i> (lumikko)	50	1
<i>Sciurus vulgaris</i> (orava)	285	2
<i>Talpa europaea</i> (kontiainen)	75	2
<i>Rana sp.</i> (sammakot)	36	2
<i>Zootoca vivipara</i> (sisilisko)	10	5

2.5 Ylijäämävaino

Tutkimusalueella on rengastus- ja tarkastuskäyntien aikaan kerätty pesäkortteihin myös havainnot pesäpöntöissä olevasta ylijäämävainnosta. Vierailun aikana pöntöstä löytynyt kaikki saalis määritettiin lajilleen ja yksilömäärät laskettiin. Aineiston ovat keränneet vuosina 1978–2012 Kari Ahola ja Teuvo Karstinen, ja vuosina 2013–2018 Patrik Karell ja Katja Koskenpato. Käytössäni olivat havaintotiedot syömättä jääneestä saaliista koko tältä ajalta.

2.6 Myyräsykli ja myyräpyynti

Pelto- ja metsämyyrien runsaus vaihtelee kolmivaiheisessa syklissä: populaation romahduksen jälkeen myyrien populaatiot alkavat kasvaa nopeasti, kunnes saavuttavat huippunsa yleensä seuraavana vuonna (Brommer ym. 2002). Myyriä ravinnokseen käyttävien petojen määrän runsastuessa ja ravintoresurssien huetessa huipun jälkeen alkaa myyrätiheyden lasku, joka huipentuu uuteen romahdukseen. Monen myyräspesialistipedon populaatiot seurailevat myyräsykliä muutamien kuukausien tai vajaan vuoden viiveellä (Sundell ym. 2013). Pöllöille paras myyräsyklin vaihe lisääntyä on romahduksen jälkeinen kasvuvaihe, jolloin myyrävainoa on koko lisääntymiskauden ajan jatkuvasti enemmän saatavilla, ja myyriä riittää vielä poikasten ensimmäisen talven ajaksi, mikä lisää poikasselviytyvyyttä merkittävästi (Brommer ym. 2002).

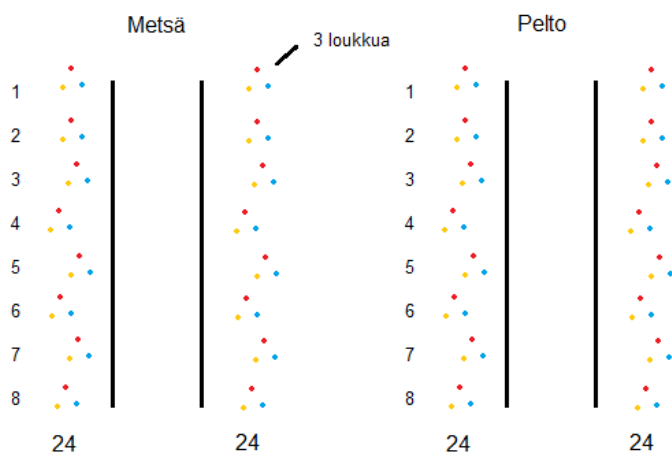
Myyrien runsautta seurataan myyräindeksillä, eli kuinka monta myyrää loukkuihin jää sataa loukkuyötä kohden. Myyräkantaa ovat tutkimusalueella seuranneet 1981–2012 Kari Ahola ja Teuvo Karstinen sekä vuodesta 2013 Patrik Karell ja Katja Koskenpato. Syksyllä 2018 osallistuin myös itse myyränloukutukseen.

Kantaa on seurattu joka vuosi keväisin ja syksyisin samalla menetelmällä samoissa paikoissa (esim. Karell ym. 2009; Solonen ym. 2015). Lehtopöllön lisääntymisen kannalta kiinnostavin on syksyn myyrätiheys, joka ilmentää myyräsyklin vaihetta kevään myyrätiheyttä paremmin (Solonen 2004; Karell ym. 2009) ja ennustaa tulevan kevään pesimisen aloituksen aikaista ja sitä edeltävää myyrätiheyttä.



Kuva 7. Myyräloukutusalueiden sijainti tutkimusalueella. (Kartta: Paituli paikkatietopalvelu.)

Loukutuspaikkoja on tutkimusalueella kaksi, yksi alueen itä- ja toinen länsireunalla (kuva 7). Kumpikin loukutuspaikka on jaettu ”metsään” ja avoimeen ”peltoon”, ja kummallekin on määritetty kaksi linjaa, jotka on jaettu kahdeksaan pisteeseen noin 15 metrin välein (kuva 8).



Kuva 8. Myyräloukutuksen koeasetelma.

Kuhunkin pisteeseen asetettiin kolme hiiren tappoloukkua suojaisiin paikkoihin, joista myyrä ehkä uskaltaisi kulkea, esim. osittain heinien tai puunrungon alle. Syötiksi asetettiin pala ruisleipää. Yhdellä linjalla loukkuja oli yhteensä 24 kappaletta,

eli ”metsässä” yhteensä 48 ja ”pellolla” yhteensä 48. Sekä idän että lännen loukutuspaikassa oli kummassakin yhteensä 96 loukkua, eli kaikkiaan 192.

Loukut tarkistettiin asettamista seuraavana aamuna, jolloin loukkuihin jääneet eläimet kerättiin, tunnistettiin lajilleen, punnittiin jousivaa’alla sekä määritettiin sukupuoli, mikäli mahdollista. Kaikki lauenneet loukut viritettiin uudelleen ja niihin asetettiin uudet syötit. Seuraavana aamuna sama toistettiin, mutta samalla loukut kerättiin talteen. Loukkuöitä (*trap nights*) kertyi yhteensä 384 (kaksi yötä x 192 loukkua = 384). Tämän perusteella laskettiin myyräindeksi, eli loukkuun jääneiden myyrrien lukumäärä sataa loukkuyötä kohden.

2.7 Tilastolliset analyysit

Tilastolliset analyysit tein R-tilastoanalyysiohjelmalla (versio 3.5.1), ja käytin R:n ohjelmistopaketteja nlme, MASS sekä lme4 (The R Project for Statistical Computing). Patrik Karell kirjoitti R:n koodin, jolla mallit ajettiin.

Malleina käytin LME-mallia (*linear mixed-effects model*, *lmer*) silloin, kun vastemuuttuja oli jatkuva, ja GLME-mallia (*generalized linear mixed-effects model*, *glmer*), kun vastemuuttuja oli kategoriamuuttuja tai osuus ja oli käytettävä normaalijakauman sijasta binomijakaumaa (tulos kyllä/ei tai onnistuminen/epäonnistuminen). Sekamallissa voidaan ottaa huomioon pseudoreplikaatio, joka näissä analyyseissä syntyi väistämättä siitä, että aineistoissa oli useita havaintoja samoilta vuosilta, ja jotkin lehtopöllökoirasylöt pesivät useana eri vuotena.

Kummankin mallin perusrakenne oli

vastemuuttuja ~ kiinteät vaikutukset + satunnaisvaikutukset
(*pseudoreplikaation huomioiminen*).

Kiinteitä vaikutuksia olivat koiraan värimuoto, edellisen syksyn myyräindeksi sekä pesyekoko (pesäpohja-aineistossa rengastettujen poikasten lukumäärä, ylijäämävintoaineistossa munien lukumäärä). Pesyekoko oli mukana mallissa, jotta sen vaihtelun vaikutus voitiin huomioida ja korjata analyysissä. Myyräindeksi selitti osuuksien vaihtelua vaihtelevassa ravintotilanteessa, ja se analysoitiin mallissa myös yhdessä värimuodon kanssa niiden yhteisvaikutuksen selvittämiseksi.

Koska lehtopöllö on reviiriuskollinen ja pesii usein samalla alueella vuodesta toiseen, kaikki aineiston havainnot eivät ole toisistaan riippumattomia. Tämän vuoksi satunnaisvaikutuksina otettiin huomioon koiraan identiteetti (rengasnumero) ja vuosi.

R ei antanut p-arvoja suoraan LME-mallissa, joten laskin ne itse R:n antamasta t-arvosta ilmaista laskuria käyttäen (Social Science Statistics). Vapausasteet (DF=n-1) laskin havaintojen määrän perusteella.

Koiraiden poikasille tuomaa saalismassaa testasin vain pesäpohja-aineistossa ja käytin LME-mallia, sillä massa on jatkuva muuttuja. Kiinteinä vaikutuksina huomioin koiraan värimuodon, edellisen syksyn myyräindeksi ja rengastettujen poikasten lukumäärän, ja satunnaisvaikutuksina koiraan identiteetin ja vuoden. Koiraan värimuodon ja myyräindeksiin käsittelin mallissa yhteisvaikutuksena, joka osoittaa sen, mikäli värimuodot saalistavat eri tavalla myyrätiheydestä riippuen.

*LME: vastemuuttuja ~ koiraan värimuoto*myyräindeksi + pesyekoko;
koiraan ID + vuosi*

Hieman vastaavaa asiaa tutkin ylijäämävintoaineistossa GLME-binomijakaumalla selvittämällä, kuinka todennäköistä on löytää ylijäämävintoa kummankin värimuodon pesästä (havainto=1, ei havaintoa=0). Analyysissä huomioin pysyvinä vaikutuksina koiraan värimuodon, edellisen syksyn myyräindeksi (ja näiden yhteisvaikutuksen) ja munien määrän pesässä. Satunnaisvaikutuksina analyysissä olivat vuosi ja koiraan identiteetti.

*GLME: vastemuuttuja ~ koiraan värimuoto*myyräindeksi + pesyekoko;
koiraan ID + vuosi*

Lehtopöllön saalisvalinnan eroja tutkin molemmissa aineistoissa analysoimalla ensin LME-mallilla värimuotojen saaliin lajiversiteettiä (Simpsonin diversiteetti-indeksi) ja sen jälkeen GLME:llä joko eri saalislajien/-ryhmien (myyrät, vesimyyrät, linnut, muut nisäkkäät, sammakot) massaosuuksia saaliin kokonaismassasta tai ylijäämävintona havaittujen saalisyksilöiden lukumääräisiä osuuksia kaikista saalishavainnoista. Näissä malleissa otin mukaan kiinteinä vaikutuksina koiraan värimuodon ja edellisen vuoden myyräindeksiin yhteisvaikutuksen sekä rengastettujen poikasten lukumäärän, ja satunnaismuuttujina koiraan värimuodon ja vuoden.

3. TULOKSET

3.1 Lehtopöllön saaliin koostumus

Laskin pesäpohja-analyysiaineiston kaikkien vuosien ja pesintöjen perusteella, mistä saalislajeista ja -ryhmistä lehtopöllön keskimääräinen saalis koostuu. Laskin osuudet saaliista sekä yksilöiden lukumääränä että arvioituna massana, sillä esimerkiksi myyrien yksilömääräinen osuus lehtopöllön saaliista on suuri, mutta massaosuus melko pieni (taulukko 2).

Taulukko 2. Kaksi ensimmäistä arvokolumnia kuvaavat pesäpohja-analyysin perusteella laskettua lehtopöllön saaliin eri lajien ja ryhmien yksilöiden ja massan osuutta keskimääräisestä saaliista (2013–2018). Viimeinen kolumni kuvaa pesäkorttiaineiston ylijäämäsaaliina havaittujen lajien tai ryhmien osuutta kaikista havainnoista (1979–2018). Saalisryhmät on järjestetty pesäpohjissa havaittujen yksilöiden osuuden mukaan suurimmasta pienimpään.

saalislaji tai -ryhmä	yksilöiden %-osuus	massan (g) %-osuus	yksilöiden %-osuus
rastaan kokoiset	21.25	33.39	8.79
<i>Sorex sp.</i> / <i>Neomys sp.</i> (päästäiset)	13.67	1.67	1.56
<i>Microtus agrestis</i> (peltomyyrä)	12.82	5.59	28.09
<i>Myodes glareolus</i> (metsämyyrä)	10.41	4.00	30.31
<i>Arvicola amphibius</i> (vesimyyrä)	9.33	28.83	20.70
<i>Apodemus flavicollis</i> (metsähiiri)	8.72	3.96	4.19
<i>Rana sp.</i> (sammakot)	8.58	5.39	0.49
<i>Micromys</i> , <i>Sicista</i> jne. (pienet hiiret)	5.68	0.71	1.11
peipon kokoiset	4.95	1.99	1.36
pienet linnut	1.65	0.32	0.21
<i>Rattus norvegicus</i> (rotta)	1.57	6.77	1.72
<i>Lepus sp.</i> (jänikset)	0.73	3.20	0.45
suuret linnut	0.52	3.17	0.37
lepakot	0.28	0.08	-
<i>Pteromys volans</i> (liito-orava)	0.22	0.55	0.41
<i>Mustela nivalis</i> (lumikko)	0.11	0.12	0.08
<i>Sciurus vulgaris</i> (orava)	0.11	0.47	0.04
<i>Talpa europaea</i> (kontiainen)	0.09	0.11	0.12
<i>Zootoca vivipara</i> (sisilisko)	0.06	0.01	-

Laskin myös ylijäämävintona havaittujen saalislajien ja -ryhmien osuudet kokonaishavainnoista pesäkorttiaineistossa (taulukko 2). Vaikka pesävierailuilla on pystytty määrittämään linnut lajilleen, jaoin ne kirjallisuuden perusteella neljään

pesäpohja-analyysissä käytettyyn ryhmään vertailun helpottamiseksi. Lisäksi monista lajeista on aineistossa vain yksi havainto, joten ryhmittely on perusteltua. Lintujen lajit ilmenevät kuitenkin seuraavan kappaleen taulukosta 3.

Pesäpohja-aineiston perusteella lehtopöllön yleisimmän kuuden saalislajin/-ryhmän joukossa on sekä yksilömääriltään että massaltaan rastaankokoiset linnut, vesimyyrä, peltomyyrä ja metsämyyrä. Pelkästään yksilömäärältään mukaan pääsevät myös päästäiset ja metsähiiri, ja pelkästään massaltaan rotta ja sammakot. Keskimääräiselle lehtopöllölle tärkeintä ravintoa ovat siis rastaankokoiset linnut, vesimyyrä, peltomyyrä ja metsämyyrä: ravinnon saalisyksilöistä 54 % ja massasta 72 % ja tulee näistä neljästä lajista tai ryhmästä. Pesäkorttiaineistossa kuusi yleisimmin ylijäämänä havaittua lajit ovat metsämyyrä, peltomyyrä, vesimyyrä, rastaan kokoiset linnut, metsähiiri ja rotta. 88 % kaikista ylijäämävainnoista koostuu neljästä ensin mainitusta saalisryhmästä, ja ne ovatkin samat kuin pesäpohja-aineistossa.

3.2 Saaliin määrässä ei ole eroja värimuotojen välillä

Harmaiden ja ruskeiden koiraiden poikasille tuoma saalismassa ei eroa tilastollisesti pesäpohja-aineistossa (taulukko 3). Saalismassa yhtä poikasta kohden ei riipu koiraan värimuodosta ($p=0.2$), edellisen syksyn myyrätiheydestä ($p=0.12$), eikä pesyeen koosta ($p=0.17$). Myöskään koiraan värimuodolla ja edellisen syksyn myyräindeksin yhteisvaikutuksella ei ole merkitsevää ($p=0.18$).

Taulukko 3. Koiraan keskimäärin yhdelle poikaselle tuoman saaliin massa pesäpohja-aineistossa. "Värimuodon" vaikutus merkitsee ruskean värimuodon vaikutusta harmaaseen nähden: positiivinen arvion (estimaatin) arvo kuvaa sitä, että ruskealla värimuodolla vastemuuttujan vaikutus on suurempi kuin harmaan, ja negatiivinen vastaavasti pienempää vaikutusta kuin harmaalla. *LME: vastemuuttuja ~ koiraan värimuoto*myyräindeksi + pesyekoko; koiraan ID + vuosi*

pysyvät muuttajat	arvio	keskivirhe	t	p
värimuoto	378.78	295.74	1.28	0.21
syksyn myyräindeksi	73.65	46.47	1.59	0.12
rengastettujen poikasten lkm	-93.38	66.15	-1.41	0.17
värimuoto:myyräindeksi	-57.11	41.97	-1.37	0.18

Ylijäämävintoaineisto perustuu havaintoihin vain pienestä osasta koiraan tuomaa saalista, joten aineistosta ei ole mielekästä tehdä arvioita saaliin massasta. Sen sijaan analysoin, onko todennäköisempää havaita pesinnän aikana ruskean koiraan pesäpöntössä ylijäämävintoa kuin harmaan (taulukko 4).

Taulukko 4. Ylijäämävintoaineisto: todennäköisyys havaita ylijäämävintoa pöntössä. GLME: vastemuuttuja ~ koiraan värimuoto* myyräindeksi + pesyekoko; koiraan ID + vuosi

pysyvät muuttujat	arvio	keskivirhe	z	p
värimuoto	-0.13	0.37	-0.34	0.73
syksyn myyräindeksi	0.04	0.02	1.77	0.08
munien lukumäärä	-0.14	0.11	-1.33	0.18
värimuoto : myyräindeksi	-0.004	0.03	-0.12	0.91

Todennäköisyys havaita pesässä ylijäämävintoa ei riipu koiraan väristä ($p=0.73$). Syksyn myyräindeksin vaikutuksessa näkyy trendi, että mitä tiheämmin myyriä esiintyy maastossa, sitä todennäköisemmin pesässä havaitaan ylijäämävintoa ($p=0.08$). Munien määrä ei vaikuta todennäköisyyteen löytää ylijäämävintoa pesästä ($p=0.18$). Myöskään koiraan värin ja myyräindeksin välisellä yhteisvaikutuksella ei ole vaikutusta ($p=0.9$).

Koska harmaan ja ruskean värimuodon saalisvalinnassa ei ole havaittavissa eroa saalisryhmien massaa analysoimalla, ei ole mielekästä analysoida myöskään eroja yksittäisten saalislajien tai -ryhmien massan välillä. Mikäli eroja on, ne havaitaan luultavasti suhteellisissa osuuksissa tai värimuotojen saaliin lajidiversiteetissä.

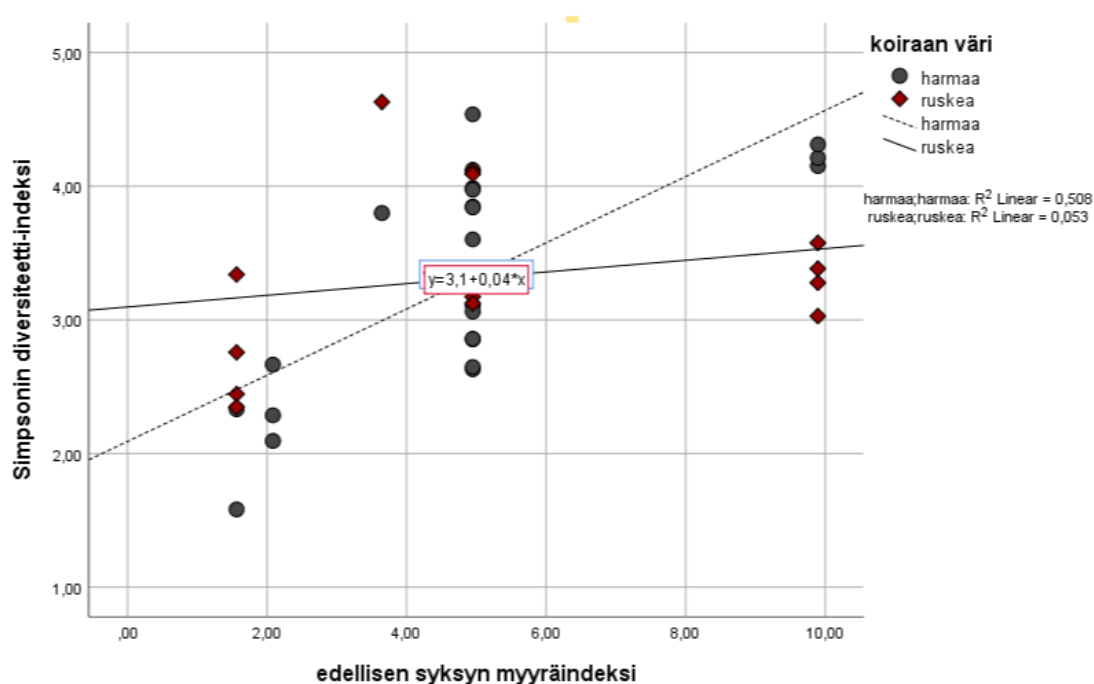
3.3 Värimuotojen väliset erot saaliin lajidiversiteetissä

Värimuotojen saalisvalintaa voidaan tarkastella niiden saaliin lajidiversiteetin kannalta (taulukot 5 ja 6). Pesäpohja-aineistossa harmaan värimuodon keskimääräinen diversiteetti-indeksi on 3.30 ja ruskean 3.33.

Taulukko 5. Pesäpohja-aineisto: Simpsonin diversiteetti-indeksi. LME: vastemuuttuja ~ koiraan värimuoto*myyräindeksi + pesyekoko; koiraan ID + vuosi

pysyvät vaikutukset	arvio	keskivirhe	t	p	
värimuoto	0.91	0.36	2.57	0.01	*
syksyn myyräindeksi	0.24	0.10	2.45	0.02	*
rengastettujen poikasten lkm	-0.04	0.08	-0.47	0.64	
värimuoto: myyräindeksi	-0.19	0.06	-3.42	0.002	**

Pesäpohja-aineistossa (taulukko 5) tarkastellut ruskeat koiraat saalistavat laajempaa saalistakirjoa kuin harmaat (p=0.02). Molemmat värimuodot saalistavat sitä enemmän eri saalislajeja, mitä suurempi myyrätiheys on edellisenä syksynä ollut (p=0.02). Pesyekoolla ei ole vaikutusta saaliin lajiversiteettiin (p=0.64). Koiraan värimuodon ja myyräindeksin välinen yhteisvaikutus (kuva 9) paljastaa, että myyräindeksin positiivinen vaikutus lajiversiteettiin ilmenee ruskealla koiraalla heikompana kuin harmaalla (p=0.002).



Kuva 9. Pesäpohja-aineisto: värimuotojen saaliissa havaittava lajiversiteetti Simpsonin diversiteetti-indeksinä suhteessa maaston myyrätiheyteen. Kuva on piirretty raakadatan pohjalta.

Ylijäämävintoaineiston perusteella koiraan värillä, syksyn myyräindeksillä, munaluvulla eikä myöskään koiraan värin ja myyräindeksin yhteisvaikutuksella ole vaikutusta pesäpöntössä havaitun ylijäämävinnon lajiversiteettiin (taulukko 6).

Taulukko 6. Ylijäämäravintoaineisto: Simpsonin diversiteetti-indeksi. LME: vastemuuttuja ~ koiraan värimuoto*myyräindeksi + pesyekoko; koiraan ID + vuosi

pysyvät vaikutukset	arvio	keskivirhe	t	p
värimuoto	0.04	0.10	0.379	0.70
syksyn myyräindeksi	0.01	0.01	0.539	0.59
rengastettujen poikasten lkm	-0.03	0.03	-1.01	0.33
värimuoto:myyräindeksi	-0.001	0.01	-0.13	0.90

3.4 Värimuotojen väliset erot saalisryhmien osuuksissa

Pesäpohja-aineisto

Pesäpohjan saalisjäänteiden (taulukko 7) perusteella harmaiden koiraiden saaliista suurempi osa on myyriä kuin ruskeiden ($p<0.001$). Ruskean värimuodon saaliista suurempi massan osuus on vesimyyriä ($p<0.01$), lintuja ($p<0.001$) ja muita nisäkkäitä ($p<0.01$) kuin harmaan. Sammakoiden saalistuksessa ei värimuotojen välillä ole eroa ($p=0.28$).

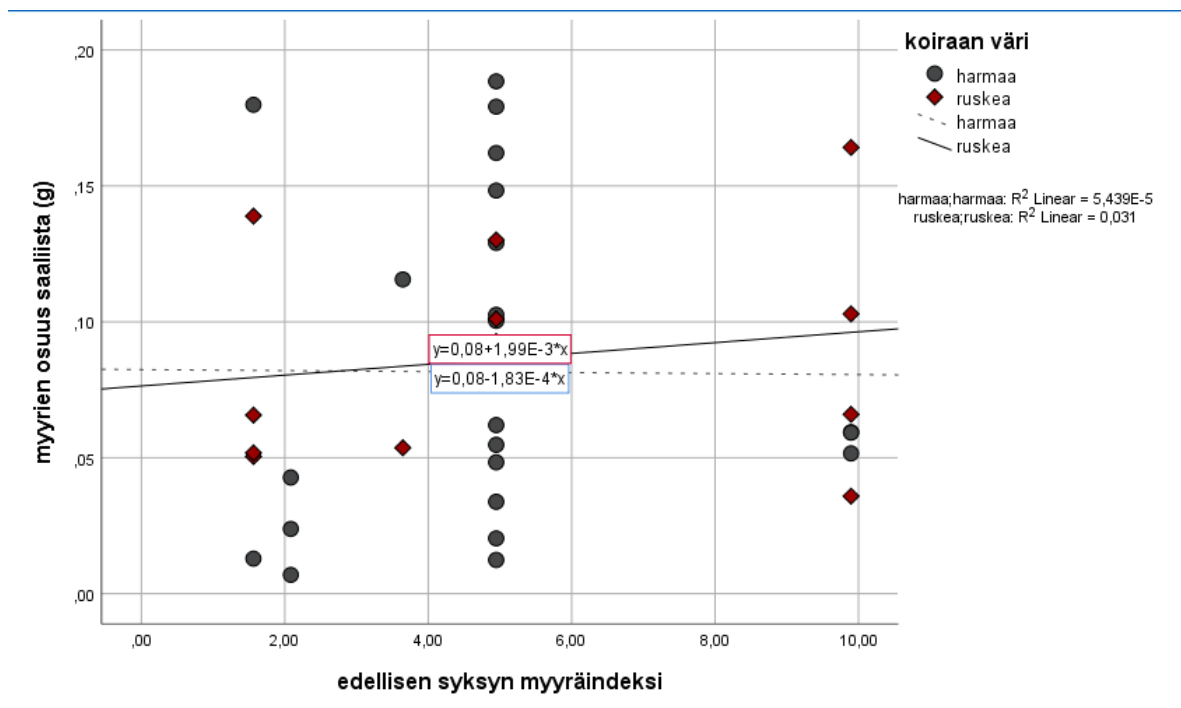
Taulukosta 7 ilmenee, että mitä useampi rengastettu poikanen pesässä on, sitä suurempi osuus saaliista muodostuu pienistä myyristä ($p<0.001$). Vesimyyrien massan osuus saaliista on sitä suurempi, mitä suurempi pesyekoko on ($p<0.01$). Sen sijaan lintujen osuus saaliista pienenee, kun pesyekoko kasvaa ($p<0.001$). Sammakoiden osuuden ja pesyekoon välillä ei ole yhteyttä ($p=0.34$). Muiden nisäkkäiden osuus saaliista vähenee pesyekoon kasvaessa ($p<0.001$).

Pesäpohja-aineiston mukaan edellisen syksyn myyräindeksillä ei yksinään ole vaikutusta myyrien osuuteen saaliista ($p=0.26$), mutta sen sijaan koiraan värimuodon ja syksyn myyräindeksin yhteisvaikutuksella on ($p<0.001$). Se tarkoittaa, että myyrätiheyden kasvaessa myös myyrien osuus saaliissa kasvaa (kuva 10), mutta koska ruskeilla koirilla (taulukossa 7 ”värimuoto:myyräindeksi”) arvio on positiivinen, vaikutus on suurempi kuin harmailla koirilla, eli myyrien osuus saaliista kasvaa myyrätiheyden kasvaessa enemmän ruskean värimuodon saaliissa.

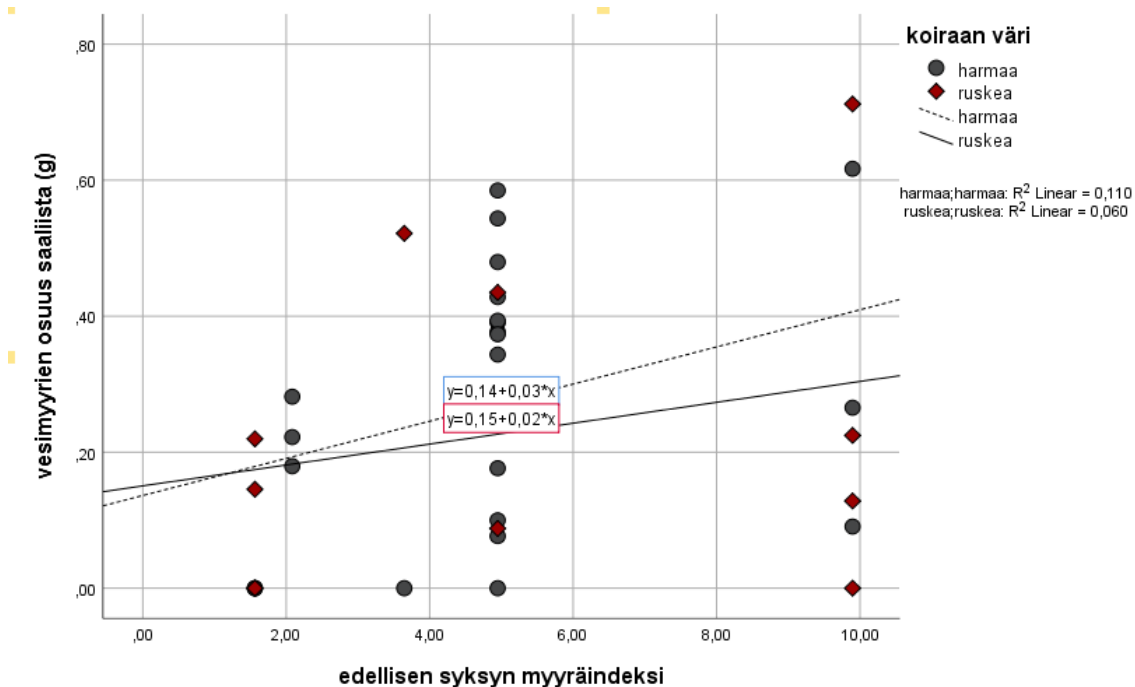
Taulukko 7. Pesäpohja-analyysi: saalisryhmän massan osuus lehtopöllön saaliista. Mallin vastemuuttuja on lihavoitu. Värimuoto-muuttujan arvio osoitetaan muodossa ”ruskean värimuodon vaikutus suhteessa harmaaseen”. GLME: vastemuuttuja ~ koiraan värimuoto* myyräindeksi + pesyekoko; koiraan ID + vuosi

pysyvät muuttujat	arvio	keskivirhe	z	p	
Myyriärien osuus					
värimuoto	-3.52	0.85	-4.16	<0.001	***
syksyn myyräindeksi	0.30	0.27	1.14	0.26	
rengastettujen poikasten lkm	1.09	0.20	5.394	<0.001	***
värimuoto:myyräindeksi	0.51	0.05	9.90	<0.001	***
Vesimyyriärien osuus					
värimuoto	4.90	1.61	3.04	<0.01	**
syksyn myyräindeksi	0.82	0.36	2.27	<0.05	*
rengastettujen poikasten lkm	1.16	0.10	11.32	<0.001	***
värimuoto:myyräindeksi	-0.65	0.21	-3.08	<0.01	**
Lintujen osuus					
värimuoto	2.79	0.76	3.66	<0.001	***
syksyn myyräindeksi	-0.24	0.16	-1.54	0.12	
rengastettujen poikasten lkm	-1.06	0.08	-14.00	<0.001	***
värimuoto:myyräindeksi	-0.41	0.02	-17.59	<0.001	***
Sammakoiden osuus					
värimuoto	0.58	0.53	1.08	0.28	
syksyn myyräindeksi	0.18	0.10	1.83	0.07	.
rengastettujen poikasten lkm	0.12	0.12	0.96	0.34	
värimuoto:myyräindeksi	-0.09	0.04	-2.05	0.04	*
Muiden nisäkkäiden osuus					
värimuoto	1.53	0.58	2.65	<0.01	**
syksyn myyräindeksi	0.46	0.14	3.21	<0.01	**
rengastettujen poikasten lkm	-0.40	0.08	-5.08	<0.001	***
värimuoto:myyräindeksi	-0.33	0.028	-11.94	<0.001	***

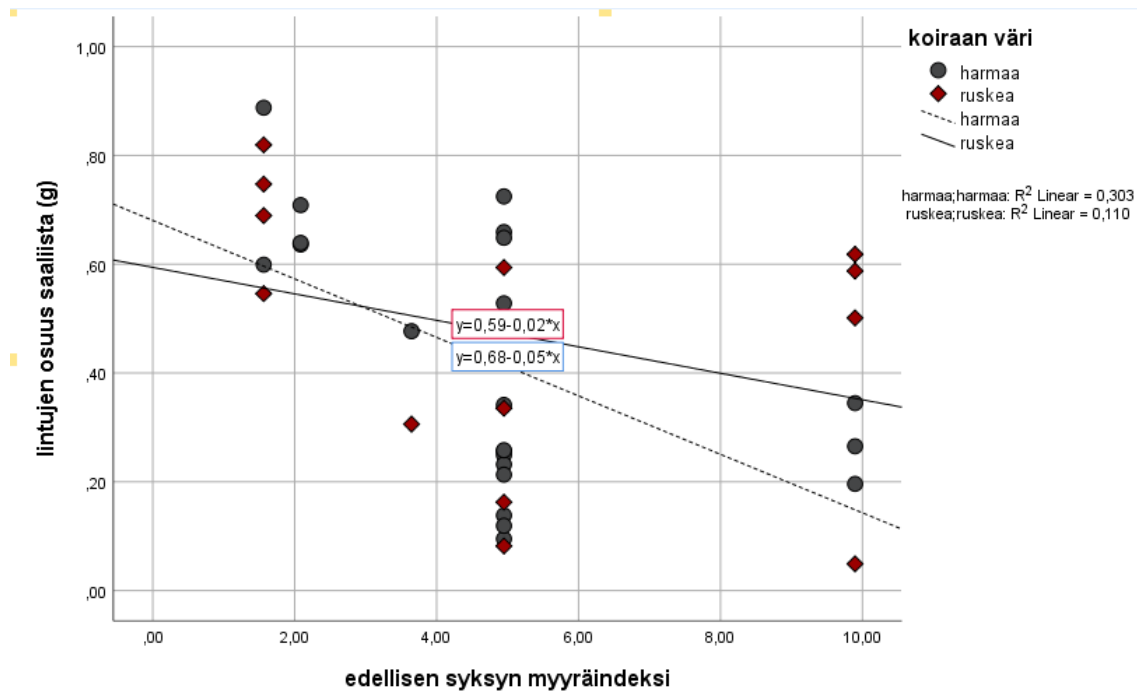
Lehtopöllön saaliissa vesimyyriärien osuus (taulukko 7, kuva 11) kasvaa, kun myyrätiheys kasvaa ($p < 0.05$). Kun otetaan huomioon värimuodon ja myyräindeksin yhteisvaikutus ($p < 0.01$), huomataan, että vaikka vesimyyriärien osuus kasvaa molempien värimuotojen saaliissa myyrätiheyden kasvaessa, myyrätiheys vaikuttaa vähemmän ruskean värimuodon saaliin vesimyyriäosuuteen (taulukossa 7 ”värimuoto:myyräindeksi”-vaikutuksen arvio on negatiivinen).



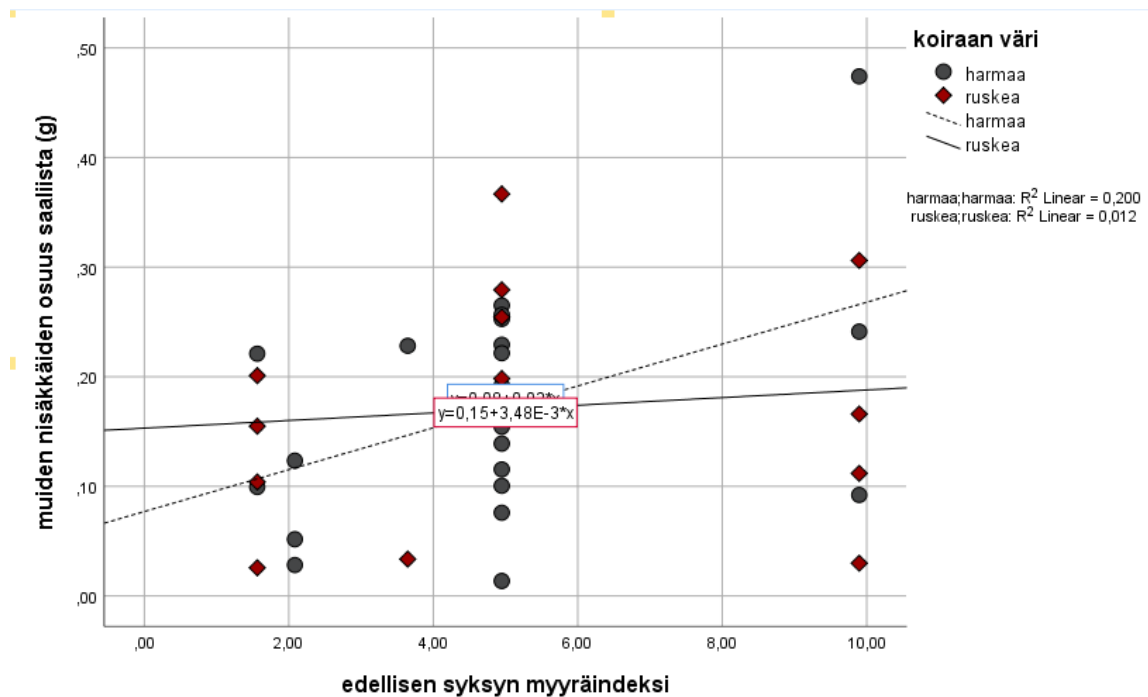
Kuva 10. Myyrien massan (g) osuus ruskean ja harmaan värimuodon pesäpohjista kerätystä saaliista suhteessa edellisen syksyn myyräindeksiin. Kuva on piirretty raakadatan pohjalta, eikä näytä yhteisvaikutusta kovin selkeästi, joten kuvaaja on vain havainnollistamista varten. Tilastoanalyysin tulokset ovat taulukossa 7.



Kuva 11. Vesimyyrien massan (g) osuus ruskean ja harmaan värimuodon pesäpohjista kerätystä saaliista suhteessa edellisen syksyn myyräindeksiin. Kuva on piirretty raakadatan pohjalta.



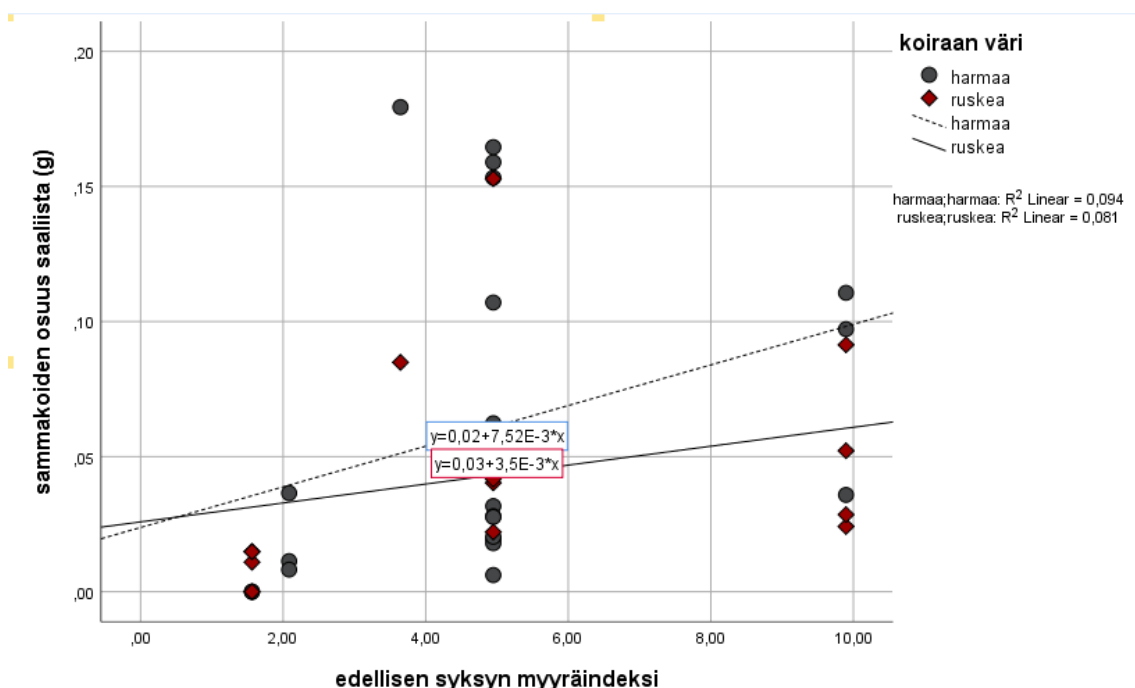
Kuva 12. Lintujen massan (g) osuus ruskean ja harmaan värimuodon pesäpohjista kerätystä saaliista suhteessa edellisen syksyn myyräindeksiin. Kuva on piirretty raakadatan pohjalta.



Kuva 13. Muiden nisäkkäiden massan (g) osuus ruskean ja harmaan värimuodon pesäpohjista kerätystä saaliista suhteessa edellisen syksyn myyräindeksiin. Kuva on piirretty raakadatan pohjalta.

Syksyn myyrätiheys ei yksinään vaikuta lintujen osuuteen lehtopöllön saaliissa ($p=0.12$). Kummankin värimuodon saaliissa lintujen osuus kuitenkin vähenee, kun myyrätiheys kasvaa (kuva 12). Ruskealla värimuodolla vaikutus on pienempi, eli lintujen osuus ei vähene myyrätiheyden kasvaessa yhtä paljon kuin harmaalla värimuodolla ($p<0.001$).

Myyrätiheyden kasvaessa muiden nisäkkäiden (kuva 13) osuus saaliin massasta kasvaa ($p<0.01$). Sama trendi on näkyvissä sammakoilla (kuva 14), joskaan ei merkitsevästi ($p=0.07$). Molemmissa saalisryhmissä koiraan värimuodon ja myyrätiheyden yhteisvaikutus on tilastollisesti merkitsevä (sammakot: $p=0.04$, muut nisäkkäät: $p<0.001$). Myyrätiheyden kasvu siis kasvattaa sammakoiden ja muiden nisäkkäiden osuutta saaliissa, mutta vaikutus on ruskealla värimuodolla heikompi.



Kuva 14. Sammakoiden massan (g) osuus ruskean ja harmaan värimuodon pesäpohjista kerätystä saaliista suhteessa edellisen syksyn myyräindeksiin. Kuva on piirretty raakadatan pohjalta.

Pesäkorttiaineisto

Myyrien osuus havaitusta ylijäämävinnosta (taulukko 8) ei eroa värimuotojen välillä ($p=0.13$). Minkään muunkaan saalisryhmän ylijäämävinto-osuuksissa ei ollut eroa ruskeiden ja harmaiden lehtopöllöjen välillä (vesimyyrät $p=0.22$; linnut $p=0.42$; sammakot $p=0.62$; muut nisäkkäät $p=0.68$).

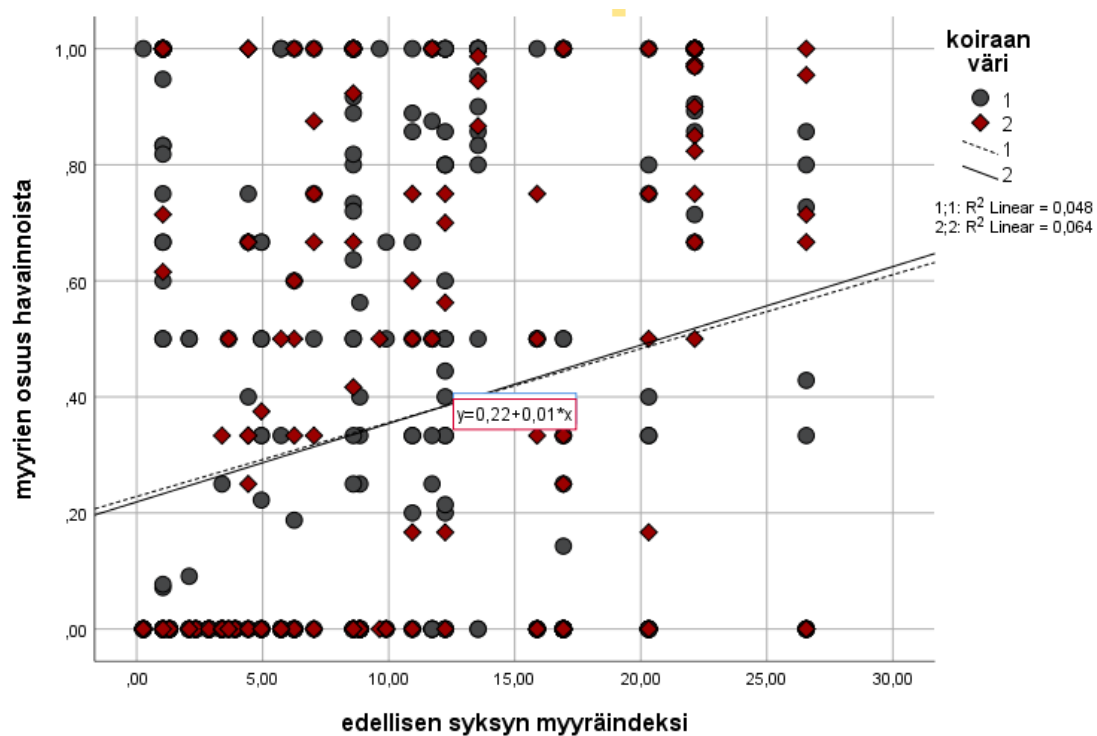
Taulukko 8. Ylijäämävinto: saalisryhmän yksilöiden lukumäärän osuus pesäpöntössä havaitusta ylijäämävinnosta. *GLME: vastemuuttuja ~ koiraan värimuoto* myyräindeksi + pesyekoko; koiraan ID + vuosi*

pysyvät muuttajat	arvio	keskivirhe	z	p	
Myyrien osuus					
värimuoto	-0.55	0.36	-1.51	0.13	
syksyn myyräindeksi	0.13	0.04	2.942	<0.01	**
munien lkm	0.34	0.09	3.772	<0.001	***
värimuoto:myyräindeksi	0.06	0.02	2.674	<0.01	**
Vesimyyrien osuus					
värimuoto	0.44	0.36	1.230	0.22	
syksyn myyräindeksi	0.02	0.03	0.787	0.43	
munien lkm	-0.27	0.09	-3.049	<0.001	**
värimuoto:myyräindeksi	-0.04	0.02	-1.739	0.08	.
Lintujen osuus					
värimuoto	0.38	0.46	0.811	0.42	
syksyn myyräindeksi	-0.15	0.04	-3.369	<0.001	***
munien lkm	-0.28	0.13	-2.142	<0.05	*
värimuoto:myyräindeksi	-0.01	0.04	-0.297	0.77	
Sammakoiden osuus					
värimuoto	2.23	4.55	0.489	0.62	
syksyn myyräindeksi	0.09	0.26	0.341	0.73	
munien lkm	0.35	0.93	0.373	0.71	
värimuoto:myyräindeksi	-0.06	0.32	-0.204	0.84	
Muiden nisäkkäiden osuus					
värimuoto	-0.16	0.39	-0.414	0.68	
syksyn myyräindeksi	-0.04	0.03	-1.564	0.12	
munien lkm	-0.08	0.10	-0.816	0.41	
värimuoto:myyräindeksi	-0.03	0.03	-1.152	0.25	

Ylijäämävintoaineistosta (taulukko 8) havaitaan, että mitä enemmän pesässä on munia, sitä suurempi osa havainnoista koostuu pienistä myyristä ($p<0.001$). Vesimyyrien massan osuus saaliista pienenee, kun munaluku kasvaa ($p<0.01$), samoin käy lintujen osuudelle ($p<0.05$). Sammakoiden ja muiden nisäkkäiden osuuteen ei munaluvulla ole vaikutusta ($p=0.7$; $p=0.4$).

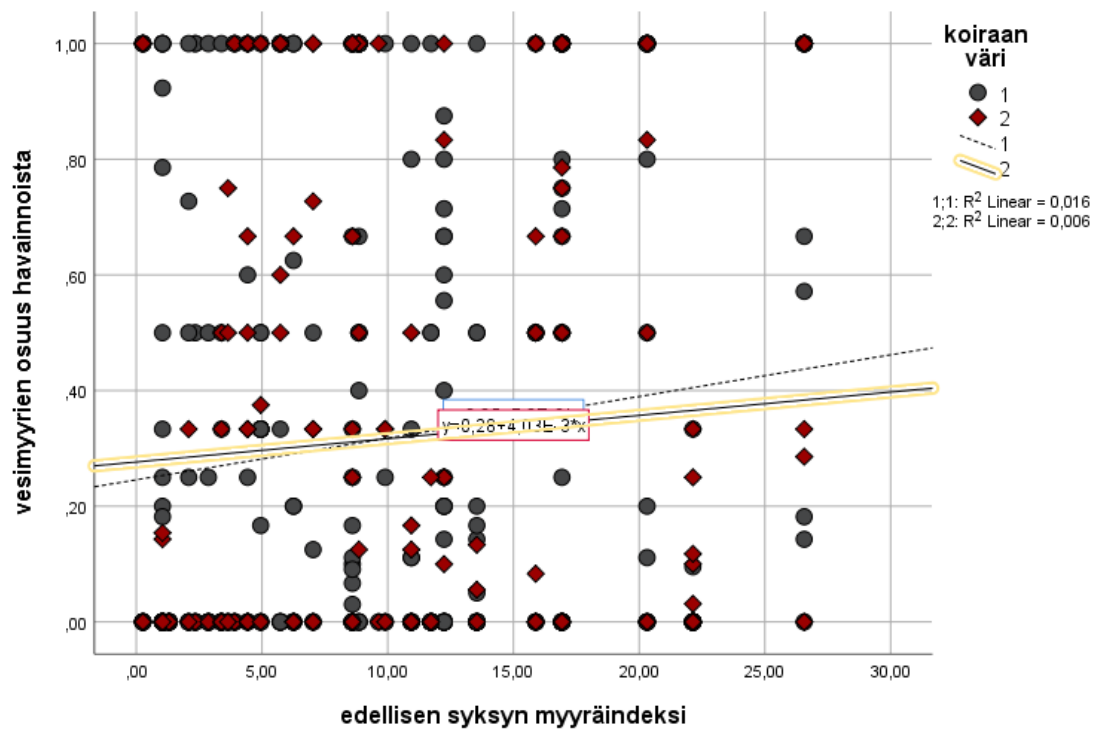
Ylijäämävintoaineistossa (taulukko 8) myyrätiheyden positiivinen vaikutus myyrien osuuteen ilmenee selkeästi (kuva 15). Kun myyrätiheys kasvaa, myös myyrien osuus ravinnosta kasvaa ($p<0.01$). Värimuodon ja myyräindeksin yhteisvaikutuksesta havaitaan, että myyrätiheydellä on positiivinen vaikutus myyrien osuuteen ylijäämävinnosta,

mutta ruskeaan värimuotoon vaikutus on hieman suurempi, eli myyrien osuus kasvaa myyrätiheyden kasvaessa voimakkaammin kuin harmaan värimuodon saaliissa ($p < 0.01$).

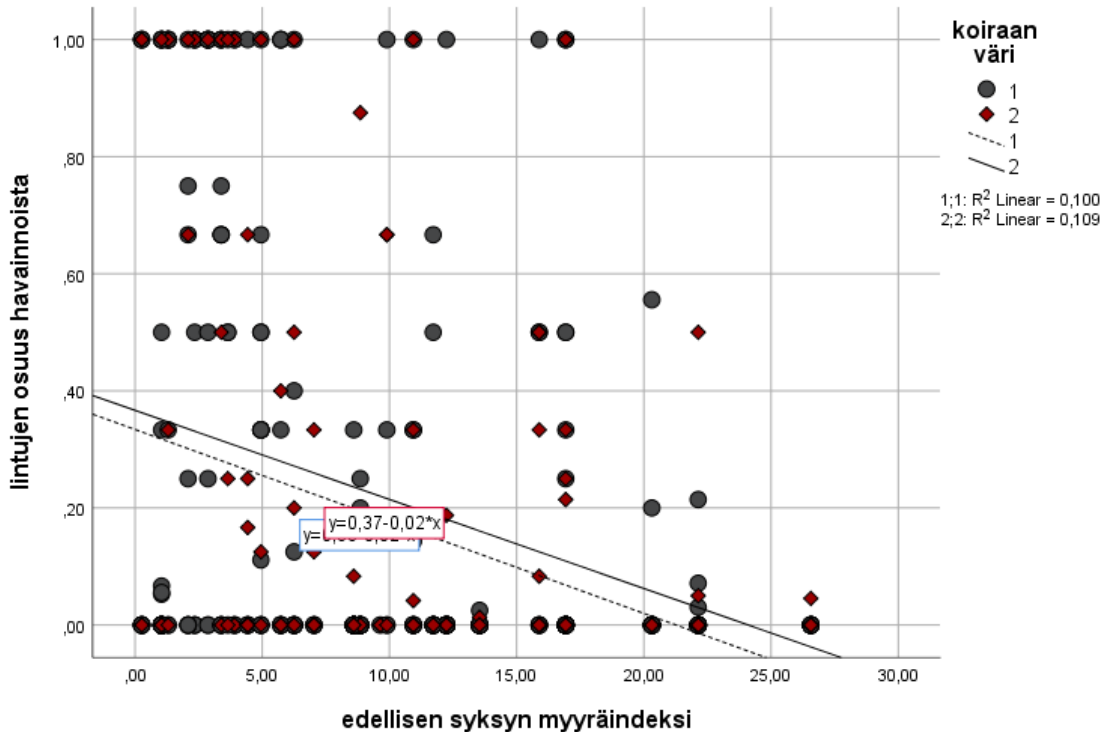


Kuva 15. Ylijäämävinnosta havaittujen myyrien yksilöiden osuus ruskean ja harmaan pesäpöntöissä suhteessa edellisen syksyn myyräindeksiin. Kuva on piirretty raakadatan pohjalta.

Myyrätiheys ei vaikuta vesimyyrien osuuteen ylijäämävinnosta ($p = 0.43$), mutta koiraan värin ja myyräindeksin yhteisvaikutuksella on hienoinen trendi sen suuntaan (kuva 16), että myyrätiheys vaikuttaa ruskean värimuodon saaliin vesimyyräosuuteen vähemmän kuin harmaan ($p = 0.08$). Ylijäämävinnosta havaittujen lintujen osuus (kuva 17) havainnoista pienenee myyrätiheyden kasvaessa ($p < 0.001$). Värimuodon ja myyräindeksin yhteisvaikutuksella ei ole havaittavaa yhteyttä lintujen osuuteen havainnoista ($p = 0.77$). Myyrätiheydellä tai koiraan värimuodon ja myyrätiheyden yhteisvaikutuksella ei ole vaikutusta sammakoiden ($p = 0.73$; $p = 0.84$) tai muiden nisäkkäiden ($p = 0.12$; $p = 0.25$) osuuteen havaitusta ylijäämävinnosta.



Kuva 16. Ylijäämäravintona havaittujen vesimyyriä yksilöiden osuus ruskean ja harmaan pesäpöntöissä suhteessa edellisen syksyn myyräindeksiin. Kuva on piirretty raakadatan pohjalta ja on tarkoitettu havainnollistamiseen.



Kuva 17. Ylijäämäravintona havaittujen lintujen yksilöiden osuus ruskean ja harmaan pesäpöntöissä suhteessa edellisen syksyn myyräindeksiin. Kuva on piirretty raakadatan pohjalta ja on tarkoitettu havainnollistamiseen.

4. TULOSTEN TARKASTELU

Ruskeat ja harmaat koiraat tuovat saalista yhtä paljon ja ylijäämävainiota löytyy yhtä todennäköisesti kummankin värimuodon pesästä. Saaliin määrä yhtä poikasta kohden ei riipu myyrätiheydestä. Pesäpohja-aineiston perusteella myyrätiheys vaikuttaa värimuotojen saaliin lajidiuersiteettiin eri tavoin: ruskean värimuodon lajidiuersiteetti pysyy melko tasaisena myyrätiheydestä riippumatta, mutta harmaan värimuodon saaliin lajidiuersiteetti kasvaa voimakkaasti myyrätiheyden kasvun myötä. Pesäpohja-aineistosta havaitaan myös, että saalislajien ja -ryhmien painoituksessa on eroja värimuotojen välillä: harmaat koiraat saalistavat suhteellisesti enemmän myyriä, kun taas ruskeiden saaliista suhteellisesti suurempi osa on lintuja, vesimyyriä ja muita nisäkkäitä. Huonoina myyrävuosina linnut ovat kuitenkin tärkeää korvaavaa värimuotoa molemmille värimuodoille.

4.1 Lehtopöllön saalisvalinta

Pesäpohja-aineiston perusteella määrittelemäni lehtopöllön ravinnon koostumus vastaa melko hyvin aiempien tutkimusten tuloksia. Esim. Kekkonen ym. 2008 havaitsivat myös, että eteläsuomalaisen lehtopöllön ravinnossa suurin osa saaliin massasta tulee linnuista ja vesimyyristä, ja vain pieni osa myyristä. Samoin Solosen ja Karhusen (2002) eteläsuomalaisen lehtopöllöpopulaation pesäpohjista kerätyssä aineistossa kolmasosa saaliin massasta tuli vesimyyristä. Heidän tuloksissaan vain alle 15 % saalismassasta oli rastaista, eli vain puolet tämän tutkimuksen arvosta (33,3 %), mutta myyriä oli kymmenisen prosenttia samoin kuin omissa tuloksissani. Heidän aineistossaan sammakoiden, rottien ja suurten lintujen osuus saalismassasta oli melkoisesti suurempi kuin omissa tuloksissani, ja nämä saalisryhmät näyttivät kompensoivan rastaan kokoisten lintujen pienempää osuutta. Saalisvalintaan vaikuttaa luonnollisesti myös myyrätiheys, mutta palaan sen vaikutuksiin tarkemmin jäljempänä.

Stave (2015) tutki lehtopöllön saalisvalintaa Lounais-Norjassa, joten hänen tuloksensa eroavat lajistoltaan ja niiden osuuksilta jonkin verran, luultavasti saaliin saatavuuden mukaan. Hänenkin havainnoissaan lehtopöllön saaliin massasta noin kolmasosa koostui linnuista, mutta vain 2,8 % vesimyyristä, kun tässä työssä vesimyyrien massa oli lähes kolmasosa saaliista. Pienten myyrien yhteismassa jäi Staven aineistossa alle 10 %:iin, kun taas metsähiiren (25 %) ja päästäisten (6 %) osuudet olivat hänen aineistossaan

merkittävästi suuremmat kuin omassa pesäpohja-analyysissäni osuuksien jäädessä alle neljään ja kahteen prosenttiin.

Nämä havainnot kahden suomalaisen populaation sekä suomalaisten ja norjalaisen populaatioiden välisistä eroista sopivat hyvin yhteen Obuchin (2011) tulosten kanssa, joiden mukaan lehtopöllö on joustava ravinnonkäytössään ja hyödyntää eniten sitä saalista, jota parhaiten on saatavilla siellä, missä se liikkuu, esim. lepakoita lepakoluolien läheisillä reviireillä. Kiinnostavaa on, että jopa verrattaessa kahden eteläsuomalaisen lehtopöllöpopulaation saalisvalintaa (tämä tutkimus sekä Solonen ja Karhunen 2002) havaitaan niin suuria eroja, että niiden voi olettaa johtuvan saaliin saatavuudesta (ajallinen tai paikallinen). Solosen ja Karhusen populaation alueella oli luultavasti tutkimuksen aikana vähemmän rastaita kuin omallani, ja vastaavasti Norjassa (Stave 2015) vesimyyrä on luultavasti harvinaisempi kuin täällä, ja metsähiiren ja päästäisten populaatiot taas tiheämpiä. Reviirin runsaslukuisimman saaliin hyödyntäminen ei kuitenkaan poista sitä mahdollisuutta, etteikö värimuotojen saalisvalinnassa olisi eroa, sillä saman laajan habitaatin sisällä on lukuisia mikrohabitaatteja, joiden sisällä lajisto poikkeaa habitaatin yleiskuvasta.

Kun ylijäämävintona havaittujen lajien aineistoa verrataan pesäpohja-aineiston yksilömääriin, huomataan, että ylijäämävintona havaittujen saalislajien osuudet eroavat merkittävästi keskimääräisestä saaliista. Ylijäämävinnossa korostuvat suhteettomasti pienet myyrät sekä vesimyyrä. Keskimäärin pienten myyrien yksilömäärä saaliista on yhteensä alle 15 %, mutta ylijäämävintona niitä havaitaan lähes 60 % kaikista havainnoista. Myyrien suuri esiintyvyys varastoravintona voi selittyä osittain esimerkiksi sillä, että pesäkorttiaineistossa on lukuisia myyrähuippujen vuosia, jolloin koiras pystyy ehkä saalistamaan myyriä nopeammin kuin poikaset ja emo ehtivät syödä, ja myyriä kertyy pesäpönttöön. Huippuvuosina ylijäämänä on havaittu jopa kymmeniä myyriä yhdessä ainoassa pöntössä. Toisaalta tulokset mukailevat Pettyn (1999) havaintoja ylijäämävinnosta: hänen tuloksissaan varastosaalista ylivoimaisesti suurin osa oli pieniä myyriä, paljon suurempi osuus kuin pesäpohja-analyysissä.

Vaihtoehtoisesti muu saalis yksinkertaisesti maistuu poikasille paremmin kuin myyrät, ja myyrät ”jäävät lautasen reunalle”, kun tarjolla on jotain maukkaampaa. Todennäköisintä kuitenkin on, että myyrähuippuvuodet vääristävät tilastoja kasvattamalla myyrien osuutta havainnoista suhteettomasti.

Saaliin havaitsemiseen liittyy myös aika, jolloin, pesäpöntöllä on vierailtu. Vierailut ovat yleensä sijoittuneet iltaan noin kello viiden ja yhdeksän välille. Kyse ei voi siis olla siitä, että aamuyön hämärissä saalistettuja myyriä ei olisi ehditty syödä vierailuun mennessä.

Toisaalta naaras paloittelee myyrät ainakin pienille poikasille (Petty 1999), ja myös vesimyyrä on niin suurikokoinen laji, että poikaset tarvitsevat emon apua sen syömiseen. Voi olla, että myyrä- ja vesimyyräsaalis jää sivuun odottelemaan, mikäli helpommin syötävää saalista on tarjolla – kuten esimerkiksi päästäisiä, joiden osuus ravinnosta on lähes 14 %, mutta ylijäämävintona niitä havaittiin vain 1,6 % kaikesta saaliista. Päästäiset ovat niin pieniä, että pienetkin lehtopöllön poikaset kykenevät nielemään ne ilman apua, joten ne syödään useimmiten välittömästi – näin arveli myös Stave (2015). Sama koskee luultavasti myös pieniä hiiriä (5,7 % saalisyksilöistä, mutta vain 1,1 % ylijäämävintona havaituista yksilöistä), sammakoita (8,6 % saalisyksilöistä, 0,5 % ylijäämästä) sekä peiponkokoisia (lähes 5 % saaliista, 1,4 % ylijäämästä) ja pieniä lintuja (1,7 % saaliista, 0,2 % ylijäämästä).

Sitä, miksi rastaankokoista saalista löytyy ylijäämävintona vain 8,8 %, kun keskimäärin niiden osuus ravinnosta on 21,2 %, on hankala selittää. Voi olla, että koska pesäpohja-aineisto on vuosilta, jolloin myyrätiheys on ollut hyvin pieni, linturavintoa on hyödynnetty suhteessa enemmän kuin neljä vuosikymmentä kattavassa ylijäämävintoaaineistossa myyrähuippuvuosineen keskimäärin. Toisaalta Petty (1999) havaitsi Englannissa, että lintujen jäänteiden osuus on paljon suurempi pesäpohjissa kuin aikuisten oksennuspalloissa pöntön ulkopuolella. Havainnon perusteella lehtopöllö vaikuttaa ainakin Brittein saarilla erityisesti suosivan lintujen syöttämistä poikasilleen. Linnut voivat olla siis ensisijaista ravintoa poikasille, ja myyrät sekä vesimyyrät päätyvät jostain syystä useammin varastoravinnoksi.

Koska nisäkkäät ovat pääosin hämääktiivisiä (Siivonen ja Sulkava 1997) lehtopöllökoiras luultavasti saalistaa päivällä enemmän lintuja – koska pönttövierailuista n. 95 % sijoittuu ilta-aikaan, olisi odotettavissa havaita pesissä päiväsaikaan saalistettuja lintuja, joita ei vielä ole ehditty syödä. Koska havainnot linnuista on ylijäämänä merkittävästi vähemmän kuin niiden osuus saaliissa, voidaan päätellä, että linnut syödään melko nopeasti sen jälkeen, kun koiras on tuonut saaliin pesään. Aineiston perusteella on kuitenkin mahdotonta tietää, onko saaliin syönyt emo vai poikaset – ehkä emo syö osan poikasille hankalista linnuista? Poikasten ja emon suosiman ravinnon selvittäminen

vaatisi erillisiä koejärjestelyitä, mutta olisi ehdottomasti kiinnostava jatkotutkimusten aihe.

Ylijäämävinttoaineisto ja pesäpohja-analyysillä kerätty aineisto eivät siis ravinnon koostumuksen kannalta korreloi keskenään, eikä niitä voi korvata toisillaan. Yksityiskohtainen analyysi pesäpohjaa tutkimalla on tarpeen, mikäli halutaan tietoa siitä, mitä lehtopöllö käyttää ravinnokseen, sillä pelkkä vilkaisu pönttöön muutamalla vierailukerralla pesintää kohden antaa ravinnosta virheellisen kuvan. Aineistot kuitenkin täydentävät toisinaan: kuten edellä kuvattu, aineistoja vertaamalla voidaan saada tietoa esimerkiksi siitä, millainen ravinto tulee syötyä heti, ja mitä ehkä hyödynnetään varastoravintona. Toisaalta pesäpohja-analyysi antaa tietoa vain siitä, mitä koiras on tuonut pesään koko poikasten haudonnan ajan, mutta pesävierailujen aineistosta voidaan mahdollisesti nähdä ravinnon ajallista muutosta. Ravinnonkäytön ajallista muutosta on tutkinut Blomqvist (2004), jolloin hän vaihtoi pesäpohjan sahanpurut puolivälissä pesintää vertaillakseen haudonnan alun ja lopun ravinnonkäytön eroja. Tämä antaa tietenkin tarkan kuvan ravinnosta pesinnän alku- ja loppupuolella, mutta on työlästä ja toteutettavissa rajatulle määrille pesiä. Pitkäaikaista havaintoaineistoa on mahdollista hyödyntää tutkiessa saalisvalinnan trendejä tiettyinä aikajaksoina ja seurata, vaikuttavatko ilmastonmuutos ja sen myötä saalislajien pesintä- ja lisääntymisajankohtien muutokset lehtopöllön saalisvalintaan tietyissä pesinnän vaiheissa (Petty 1999).

4.2 Ruskea ja harmaa koiras tuovat saalista yhtä paljon

Tutkin yhtenä tutkimuskysymyksenäni, eroaako eriväristen koiraiden pesäpönttöön tuoman saaliin määrä. Mittayksikköinä käytin pesäpohja-aineistossa saaliin keskimääräistä massaa yhtä poikasta kohden, ja pesäkorttiaineistossa todennäköisyyttä havaita ylijäämävinttoa kummankin värimuodon pesässä. Jälkimmäisessä mittarissa taustalla oli ajatus, että mikäli jompikumpi värimuodoista on tehokkaampi saalistaja, pesäpönttöön kertyy helpommin ylimääräistä saalista, mikä kasvattaa todennäköisyyttä havaita ylijäämävinttoa pesässä. Kummallakaan mittarilla mitään eroja ei ollut havaittavissa värimuotojen välillä.

Tämä on kiintoisaa, sillä Roulinin ym. (2003) ja Emaresin ym. (2014) havaintojen perusteella jonkinlaiset erot saaliin määrässä olisivat olleet odotettavissa, vaikka tulokset siitä, kumpi värimuoto mahdollisesti panostaa poikasiin enemmän, ovat ristiriitaisia. Kun Emaresin ym. (2014) tutkimuksessa lisättiin resursseja, harmaat lehtopöllöt tuottivat enemmän poikasia laadun kustannuksella, ja ruskeat taas panostivat ravinto-olosuhteista riippumatta muutamaaan laadukkaaseen (pesästä lähtiessä harmaiden vanhempien poikasia parempikuntoiseen) poikaseen. Roulinin ym. (2003) tuloksissa harmaiden naaraiden poikaset olivat suhteessa painavampia kuin ruskeiden, mikä väistämättä tuo mieleen sen, että harmaiden naaraiden puoliset toisivat poikasille enemmän ruokaa – tämä arvaus esitettiin alkuperäisessä artikkelissakin, ja ehdotettiin myös harmaiden naaraiden laadukkaampaa reviiriä sekä aineenvaihdunnallisia eroja ruskeiden ja harmaiden naaraiden poikasten välillä. Näkemys harmaiden naaraiden laadukkaammasta reviiristä on mielenkiintoinen, sillä koska ruskeat lehtopöllöt ovat keskimäärin aggressiivisempia (Da Silva ym. 2013), voisi luulla niiden pärjäävän harmaita paremmin kilpailussa laadukkaista reviiereistä. Toisaalta on myös mahdollista, että ruskeiden naaraiden poikasten aineenvaihdunta on harmaiden naaraiden poikasten aineenvaihduntaa nopeampaa, jolloin niiden saamasta ravinnon energiasta suhteessa suurempi osa kuluu ruumiintoimintojen ylläpitoon kasvamisen sijasta kuin harmaiden naaraiden poikasilla. Emaresin ym. (2014) tuloksissa ruskeiden vanhempien poikaset olivat kuitenkin parempikuntoisia lähtiessään pesästä, joten mikäli aineenvaihdunnallisia eroja on, ja poikaset saavat saalista saman verran koiraan värimuodosta riippumatta, eroja on kenties ravinnon laadussa.

On myös otettava huomioon, että Emaresin ym. (2014) tutkimuksessa harmaan ja ruskean värimuodon erot poikasiin panostamisessa saatiin esiin ravintoresursseja lisätessä. Pitkäaikaisvaihtelua kuvaavasta pesäkorttiaineistostani ei pysty selvittämään, kuinka paljon saalismassaa koiraat ovat kaiken kaikkiaan pesyeelleen tuoneet – tämän tiedon saa kyllä käyttämästäni pesäpohja-aineistosta, mutta kuuden vuoden seuranta-aikana myyrätiheys on ollut poikkeuksellisen heikko, joten voidaan puhua melko matalista ravintoresursseista. Harmaa värimuoto suhteuttaa lisääntymispanostuksensa ravintoresursseihin tuottamalla pienen pesyeen silloin, kun ravintoa on vähän – ehkä suunnilleen samankokoisen kuin ruskea? Uskoisin, että heikossa ravintotilanteessa kumpikin värimuoto saalistaa poikasille melko lailla yhtä paljon, ja saalismassan erot saa näkyviin vasta, kun ravintoa on runsaasti tarjolla, mikäli eroja on.

Saaliin määrä ei tulosteni mukaan riipu myyrätiheydestä, joskin kumpikin aineisto viittasi hienoiseen trendiin, jonka mukaan myyrätiheyden kasvu kasvattaa myös yksittäiselle poikaselke tuotua keskimääräistä saalismassaa. Koska myyräyksilöiden massa on pieni, ei ole yllättävää, ettei myyrätiheyden hienoinen kasvu vaikuta saaliin kokonaismassaan juurikaan. Pesäpohja-aineistossani myyräindeksiluku oli korkeimmillaankin alle 10, kun taas pesäkorttiaineistosta on havaittavissa, että parhaina vuosina myyräindeksiluku on ollut lähes kolminkertainen. Mikäli käytettävissä olisi myyrän huippuvuosia sisältävä pesäpohja-aineisto, myyrätiheyden vaikutus saaliin kokonaismassaan olisi luultavasti helposti havaittavissa. Toisaalta aineistossani on nähtävissä myös se, että jopa sellaisena vuonna, jolloin myyriä ei ole jäänyt tutkimusloukkuihin lainkaan (myyräindeksi 0), saalimassa yhtä poikasta kohden ei silti merkittävästi laske. Tämä kertoo lehtopöllön kyvystä hyödyntää vaihtoehtoisia saalista joustavasti (Obuch 2011). Tästä joustavuudesta huolimatta tulosteni mukaan pesyekoon kasvaessa kukin poikanen saa vähemmän ravintoa, mikä viittaa siihen, että kun ruokittavien suiden lukumäärä kasvaa, koiraan on käytettävä enemmän aikaa ja energiaa saalistamiseen, ja jossain vaiheessa raja tulee tässäkin vastaan.

4.3 Värimuoto ja myyrätiheys vaikuttavat saalislajidiversiteettiin

Lehtopöllön värimuotojen saaliin lajidiversiteetti eroaa selvästi, ja ruskean värimuodon saaliissa lajikirjo on suurempi kuin harmaan. Ero ilmenee tosin vain pesäpohja-aineistossa. Koska ylijäämävaihtoehtoisissa saalishavainnoissa on verrattain vähän kutakin pesintää kohden, sattuman vaikutus lienee tuloksissa suuri, minkä vuoksi aineistot eivät korreloi keskenään. Kuten aiemmin mainittu, saalislajien havaitsemiseen vaikuttaa merkittävästi myös saaliin koko ja vielä tuntemattomat tekijät, joten esimerkiksi myyriä on paljon todennäköisempää havaita pesästä kuin sammakoita. Tämä vähentää pesävierailuilla tehtyjä havainnoita tietyistä saalisryhmistä, vaikka niitä pesäpohjatulosten mukaan saalistettaisiinkin paljon. Siksi en huolestuisi siitä, ettei ylijäämävaihtoehtoisista tue pesäpohjista tehtyjä saalisvalintahavainnoita lainkaan.

Kiinnostava tulos on, että molempien värimuotojen saaliin lajidiversiteetti kasvaa myyrätiheyden kasvaessa. Olisi helppo ajatella, että lehtopöllö käyttäisi muuta saalista korvaamaan myyriä silloin, kun myyrätiheys on pieni, mutta tulokset kumoavat tämän kiistatta. Lehtopöllöparit tuottavat suurempia pesyeitä silloin, kun myyrätiheys on suuri

(Solonen ym. 2015). Suuremman pesyeen ruokkimiseksi on luultavasti saalistettava tavallista laajempaa kirjoa eri saalista. Silti tilastollisen analyysini mukaan pesyekoolla (rengastettujen poikasten lukumäärä) ei ole vaikutusta lajidiversiteettiin. Koska myyrätiheys korreloi positiivisesti pesyekoon ja saaliin lajidiversiteetin kanssa, olisi odotettavissa, että myös pesyekoko ja lajidiversiteetti korreloisivat keskenään positiivisesti. Tuloksiini luultavasti vaikuttaa analyysissä käytetty pesyekoon muuttuja, rengastetut poikaset. Tästä pesyekoon luvusta siis puuttuvat kuoriutumattomat munat ja ennen rengastusikää kuolleet poikaset, kun taas Solonen ym. (2015) tutkivat munittujen munien lukumäärän suhdetta myyrätiheyteen. Käyttämällä samaa muuttujaa tuloksetkin olisivat luultavasti olleet samansuuntaiset.

Ekologisesti kiinnostavaa on se, että ruskea ja harmaa värimuoto reagoivat myyrätiheyden muutoksiin hyvin eri tavoin. Ruskeiden koiraiden saalisdiversiteetti pysyy melko tasaisena riippumatta siitä, kuinka paljon myyriä on maastossa, kun taas harmaiden koiraiden saaliin lajidiversiteetti kasvaa hyvin nopeasti myyrätiheyden kasvaessa. Tämä voi liittyä värimuotojen erilaiseen lisääntymisstrategiaan (Emaresi ym. 2014): ruskea värimuoto panostaa muutamaaan laadukkaaseen poikaseen ravintotilanteen heilahteluista riippumatta, joten sille lieenee luontevaa hyödyntää jatkuvasti monenlaista ravintoa eli saalistaa generalistisesti. Harmaa värimuoto taas hyödyntää hyvän ravintotilanteen (hyvän myyrätilanteen) ja tekee suuren pesyeen, jolloin myyräsaalista on täydennettävä sellaisellakin saaliilla, jota harmaa värimuoto ei pienen pesyeen ruokkimiseksi vaivautuisi saalistamaan. Harmaalla värimuodolla on siis myyräspesialistin piirteitä. Tätä tukevat myös Roulinin ym. (2003) tulokset, joiden mukaan harmaat lehtopöllöt jättävät huonossa myyrätilanteessa pesinnän herkemmin väliin kuin ruskeat.

4.4 Värimuodot painottavat ravinnossaan eri saalista myyrätiheydestä riippuen

Harmaan ja ruskean värimuodon saalisvalintaa tutkiessani vertailin pesäpohja-aineistossa saalisryhmien massan osuuksia kokonaissaaliissa ja pesäkorttiaineistossa havaittujen saalisryhmän yksilöiden osuutta kokonaishavainnoista. Etenkin pesäpohja-aineisto noudattelee hypoteesia, eli värimuotojen saalisvalinnassa on selkeitä eroja. Pesäpohjan saalisjäänteiden perusteella harmaiden koiraiden saaliista suurempi osa on myyriä kuin ruskeiden. Myyrien osuus varastoravinnosta on kuitenkin yhtä suuri niin ruskean kuin

harmaankin koiraan pesässä. Ruskean värimuodon saaliista suurempi massan osuus on vesimyyriä, lintuja ja muita nisäkkäitä kuin harmaan, mutta mitään näistä saalisryhmistä ei havaita ylijäämävintona sen useammin ruskeiden kuin harmaidenkaan pesissä. Sammakoiden saalistuksessa tai ylijäämävintona havaitsemisessa ei värimuotojen välillä ole eroja kummassakaan aineistossa.

Arvelin, että erot saalisryhmien suhteellisissa massaosuuksissa voisivat johtua yksinkertaisesti siitä, että värimuodot aloittaisivat pesinnän eri aikoina, mikä johtaisi erilaisen saaliin saatavuuteen. Värimuotojen pesinnän aloitusajankohdassa ei ole kuitenkaan eroja (Brommer ym. 2005).

Hypoteesin mukaan ruskea värimuoto on sopeutunut ravintotilanteeseen, jossa on tarjolla paljon eri tyyppistä saalista, ja saalistaa generalistin elkein, kun taas harmaa on sopeutunut myyräsykliin. Koska ruskeiden koiraiden saaliin lajiversiteetti on keskimäärin suurempi kuin harmaiden, ei ole yllättävää, että myös niiden saaliissa korostuu useampi eri lajiryhmä, kun taas harmaalla värimuodolla vain myyrien osuus on suhteessa suurempi. Koska myyrätiheys ei juurikaan vaikuta myyrien osuuteen harmaan värimuodon saaliissa, on selvää, että myyrät ovat harmaille lehtopöllöille perusravintoa, jota ne pyrkivät saalistamaan myös silloin, kun niiden saalistamiseen kuluu todennäköisesti enemmän aikaa ja vaivaa kuin myyrähuippujen aikana. Ruskea värimuoto taas kasvattaa myyrien osuutta saalistaan silloin, kun niitä on paljon tarjolla, joten se toimii opportunistisesti. Ruskea värimuoto siis reagoi myyrien runsastumiseen saalistamalla enemmän myyriä, koska niitä on paljon tarjolla – harmaa taas alkaa myyrien runsastuessa saalistaa paljon muutakin saadakseen suuren pesyeen ruokittua, jolloin saaliin lajiversiteetti kasvaa. Siitä huolimatta tuloksistani havaitaan, että vaikka myyrien ja vesimyyrien osuus lehtopöllön saaliista kasvaa pesyekoon kasvaessa, lintujen ja muiden nisäkkäiden osuus vähenee. Kenties vesimyyrien osuus kasvaa niin voimakkaasti, että niiden suuri massa väistämättä pienentää muiden nisäkkäiden suhteellista osuutta – muiden nisäkkäiden ryhmä kun koostuu suurimmalta osin päästäisistä ja erilaisista hiiristä, ja vain yksittäisistä suuremmista nisäkkäistä, kuten jäniksistä ja lumikoista, joten vaikka lajiversiteetti kasvaakin myyrätiheyden kasvaessa, muiden nisäkkäiden keskimääräinen massa jää suhteellisesti pieneksi, kun myös vesimyyrien osuus kasvaa.

Jędrzejewski ym. (1994) tutkimuksessa Białowieżan populaatiossa lehtopöllö on *Apodemus*-hiirispesialisti, joka hyödyntää laajasti erilaista korvaavaa saalista, kuten lintuja, päästäisiä ja sammakoita, kun hiirikanta romahtaa syklisesti. Olin odottanut vastaavia tuloksia omassa tutkimuksessani, etenkin, koska myös Solosen ja Karhusen (2002) havainnoissa sammakoiden, hiirten ja päästäisten osuus saaliista kasvoi huonoina myyrävuosina. Tästä huolimatta ainoa tuloksissani selvästi esiin nouseva myyriä korvaava lajiryhmä oli linnut. Molempien aineistojeni tulokset ovat samansuuntaisia: lintujen osuus lehtopöllön ravinnosta laskee myyrätiheyden kasvaessa, myös ruskean värimuodon saaliissa. Pesäpohja-aineistossa lintujen osuus saaliin massasta pyörii huonoimpina myyrävuosina 70 % tienoilla, eli lintuja voi pitää erittäin tärkeänä korvikesaaliina. Lintujen osuuden pienenemistä myyrien runsastuessa voidaan yrittää selittää sillä, että vaikka ne ovat ehdottomasti tärkeää ravintoa lehtopöllölle, ne ovat kuitenkin ensisijaisesti korvaavaa ravintoa silloin, kun myyriä ja vesimyyriä on huonosti saatavilla. Lintuja siis saalistettaisiin lähinnä huonoina myyrävuosina pienille pesyeille.

Toisaalta lehtopöllön saalis vaihtelee tavallisessakin tilanteessa vuodenkierron mukaan. Sundén ym. (2001) tuloksissa lehtopöllön keskimääräisessä saaliista kesäaikaan yli puolet massasta oli lintuja. Tämä johtuu luultavasti saatavuudesta: myyrät katoavat kevään ja kesän edetessä aluskasvillisuuden alle, ja samalla lintujen pesinnät etenevät. Jędrzejewski ym. (1994) puolestaan havaitsivat samantyyppisessä tutkimuksessaan, että lintujen osuus saaliista on suurimmillaan lisääntymiskaudella. Lintuja ei siis voi pitää lehtopöllölle epämieluisana saaliina, jota se hyödyntäisi vain silloin, kun ”pääsaaliista” eli myyristä on pulaa. Tähän viittaa myös Pettyn (1999) havainto siitä, että lehtopöllö suosisi lintuja poikasten ravintona.

Aineistoni perusteella on kuitenkin vaikea tehdä lopullisia päätelmiä siitä, millaisella saaliilla lehtopöllöpopulaatiomme yksilöt korvaavat myyrät ravinnossaan heikkoina myyrävuosina. Pesäkorttiaineistossa havaintoja ei joidenkin saalisryhmien (esim. sammakot, päästäiset, pienet hiiret ja linnut) osalta ole tarpeeksi luotettavaan tilastolliseen analyysiin, ja pesäpohja-aineisto kattaa vain kuuden vuoden ajanjakson. Tällä aikajaksolla tutkimusalueemme myyräkannan tiheydessä on havaittavissa jonkinlaista syklistä vaihtelua huippuineen ja romahduksineen mutta huiput ovat kaukana parin vuosikymmenen takaisista huipuista eikä selkeää kolmivaiheista myyräsykliä ole havaittavissa. Keväästä 2012 syksyyn 2018 asti myyrähuippuja on ollut vain yksi, kun

aiemmin samaan ajanjaksoon on mahtunut useampi huippu, jopa joka toinen vuosi. Vastaava heikompi, matalien ja harvojen huippujen, jakso on viimeksi ollut 90-luvun alussa. Aineistosta puuttuu siis vaihtelu, joka lisäisi analyysien luotettavuutta.

4.5 Saalistavatko värimuodot eri ympäristöissä?

Tutkimukseni hypoteesina oli, että harmaa ja ruskea värimuoto ovat Euroopan laajuudella sopeutuneet erilaisiin elinympäristöihin – ruskea etelämmäs, missä on laajasti erilaista saalista tarjolla, joten ravintoa on ennustettavan tasaisesti saatavilla, ja harmaa pohjoisempaan, missä ravintotilanne vaihtelee ennustamattomasti, koska talvella myyrät ovat käytännössä ainoa ravintoa (Jędrzejewski ym. 1994; Sunde ym. 2001), ja talvenaikainen ravintotilanne riippuu myyräsyklin vaiheesta.

Tässä työssä tutkin yhtä Etelä-Suomessa sijaitsevaa populaatiota. Molemmat värimuodot kohtaavat siis melko samanlaisen ravintotilanteen joka vuosi, ellei oleteta, että tutkimusalueen suosituimmissa lehtopöllöreviireissä on merkittävästi eroja ravintoresurssien kannalta, mikä on alueella vuodesta 1981 saakka tehtyjen myyräkantatutkimusten valossa epätodennäköistä. Vaihtelevan ravintotilanteen vaikutusta värimuotojen saalisvalintaan olisi hyvä tutkia lisää esimerkiksi vertailemalla eri populaatioita hieman laajemmalla maantieteellisellä alueella. Tässä työssä käyttämäni pienen populaation sisäisiä, mahdollisesti hyvin vähäisiä, eroja on vaikea saada esiin pienessä, kohtuullisen homogeenisessä, aineistossa.

Toisaalta elinympäristö vaikuttaa merkittävästi siihen, mitä lehtopöllö saalistaa, ja eri lehtopöllöpopulaatioiden saaliin koostumus vaihtelee suuresti. Lehtopöllöllä on taipumus saalistaa sitä, mitä helpoiten on saatavilla (Obuch 2011), joten eri populaatioista koostuvan aineiston ongelmaksi voi nousta erilainen saalislajisto, joka vaikeuttaa merkittävästi värimuotojen välisen saalisvalinnan vertailua.

Koska tuloksissani värimuodot melko homogeenisestä ympäristöstä huolimatta painottavat eri saalislajeja ja -ryhmiä saaliissaan, arvelin, että harmaat ja ruskeat koiraat kenties saalistavat eri mikrohabitaateissa, kuten Taten ja Amarin (2017) tuloksissa värimonimuotoiset mustakanahaukat tekevät. Tämän vuoksi ajattelin, että saalisvalinnan perusteella olisi mahdollista myös päätellä joitakin trendejä siitä, missä ruskeat ja harmaat lehtopöllökoiraat saalistavat. Tätä varten jaoin kaikki aineistoissani havaitut saalislajit

kirjallisuuden perusteella neljään eri elinympäristöön, jotka valitsin Schenkin (2018) työn perusteella: avoimet alueet, rakennetut alueet, nuori metsä ja vanha metsä. Ongelmaksi koitui se, että suurin osa lehtopöllön saalislajeista elää useammassa eri elinympäristössä, esim. metsämyyrä avoimilla alueilla ja nuorissa metsissä (Björvall ja Ullström 2010) ja räkättirastas rakennetuissa ympäristöissä ja nuorissa metsissä (Saurola ym. 2015). Käytännössä tietyn saalislajin perusteella on siis mahdotonta sanoa, missä se on joutunut lehtopöllön saaliiksi, joskin taitavalla tilastollisella analyysillä olisi ehkä mahdollista saada esiin trendejä tällaisestakin aineistosta. Koiraiden varustaminen GPS-lähettimillä lienee kuitenkin helpoin tapa selvittää, missä ne saalistavat, vaikkakaan ei kustannustehokkain. Aihe on joka tapauksessa äärimmäisen mielenkiintoinen ja vaatii ehdottomasti jatkotutkimuksia.

4.6 Erilaiset saalistusstrategiat auttavat lajia sopeutumaan

Kylmässä ja lumisessa Suomessa lehtopöllön harmaa värimuoto on perinteisesti pärjännyt paremmin, sillä se on pystynyt ottamaan myyrähuipuista kaiken irti lisääntymällä tehokkaasti, ja toisaalta samanaikaisesti ruskean värimuodon kuolleisuus on ollut harmaata suurempaa. Lämpenevän ilmaston lauhduttaessa talvia myyräsyklit ovat vaimenneet merkittävästi – etenkin lämpötilan ”sahatessa” (*frost seesaw*) nollan molemmiin puolin myyrien selviytyvyys on heikompi kuin kylminä talvina (Solonen 2004; Hörnfeldt ym. 2005). Monissa eläinryhmissä on jo havaittu, että saalistaja-saalisuhteet ovat häiriintyneet osapuolten reagoidessa ympäristön muutokseen eri tavoin (Parmesan 2006). Myyriä pääravintonaan käyttäville pölliöille tämä on Suomessakin tarkoittanut lähinnä kielteisiä vaikutuksia pesintään (Solonen 2004).

Koska ruskea värimuoto on tulosteni mukaan saalisvalinnassaan harmaata generalistisempi ja tuottaa tasaisen kokoisia pesyeitä myyrätiheydestä riippumatta, se ei luultavasti kärsi myyräsykliä vaimenemisesta yhtä paljon kuin harmaa, joka tuottaa suurimmat poikueet nimenomaan myyrien huippuvuosina. Lämpenevä ilmasto siis tasaa värimuotojen kelpoisuuseroja. Ruskean värimuodon frekvenssi suomalaisissa lehtopöllöpopulaatioissa kasvoi vuosina 1978–2008 (Karell ym. 2011), ja koska ilmasto jatkaa lämpenemistään ja talvet lauhtumistaan, suomalaisten lehtopöllöpopulaatioiden värimuotofrekvensseissä lienee edelleen odotettavissa muutoksia.

Värimonimuotoisuus voi toimia lähtöasetelmana resurssimonimuotoisuudelle, joka vähentää lajin sisäistä kilpailua ja saattaa toimia pohjana hajottavalle valinnalle (Skúlason ja Smith 1995), mikä voi toimia etuna ympäristön muuttuessa nopeasti. Resurssimonimuotoisuus lajin sisällä, josta lehtopöllön tässä tutkimuksessa ilmentävät erilaiset saalistusstrategiat toimivat esimerkkeinä, antavat työkaluja vastata muuttuvaan ympäristöön ja sen myötä muuttuvaan saalislajistoon, ja hyödyntää heterogeenistä ympäristöä mahdollisimman monipuolisesti (Roulin ym. 2008). Lehtopöllön on havaittu Liettuassa muuttaneen ajan myötä myös elinympäristö- ja saalispreferenssiään myyräkannan taantuessa, mikä voi olla osoitus lehtopöllön joustavasta vasteesta muuttuvaan ilmastoon (Rumbutis ym. 2017). Yhtenä seuraavana tutkimuskohteena voisi olla, onko lehtopöllön värimuotojen vaste saalislajien populaatioiden muutoksiin erilainen, ja mikä on muutosten vaikutus värimuotojen kelpoisuuteen. Vaikka kumpikaan värimuodoista ei ole saaliinsa suhteen nirso, monipuolista saalislajistoa hyödyntävä ruskea värimuoto saattanee tulevaisuudessa pärjätä paremmin kuin harmaa värimuoto, jonka lisääntymispanos on voimakkaammin riippuvainen myyrätiheydestä. Toisaalta taas ilmastonmuutoksen myötä tapahtuva eliölajiston monimuotoisuuden väheneminen voi vaikuttaa generalististisesti saalistavaan ruskeaan värimuotoon kielteisemmin kuin harmaaseen.

4.7 Virhelähteet

Vaikka pesäpohja-analyysi on yleisesti hyväksi havaittu menetelmä pöllöjen ravinnon tutkimiseen, on siinä merkittävä riski saaliin määrän aliarviointiin. Vanhemmat syövät osan saaliista ja oksentavat ainakin osan saalisjäänteistä pöntön ulkopuolelle (Petty 1999), joten tätä osaa saaliista ei saa mukaan analyysiin. Nuoret linnut ja nisäkkäät, joiden luut eivät ole vielä ehtineet luutua kunnolla, taas saattavat sulaa pöllöjen mahalaukussa jäljettämiin (Brommer ym. 2003), joten tällaisen saaliin osuus saaliissa saattaa olla aliarvioitu. Lehtopöllö syö tietävästi myös hyönteisiä (Mikkola 1983; Obuch 2011), kuten suuria turilaita ja kastematoja, joiden jäänteiden tunnistaminen ja laskeminen oksennuspalloista tai kutteripurun seasta on vaikeaa tai jopa mahdotonta. Etenkin muutaman vuoden varastoiduissa pesäpohjissa oksennuspallot olivat melko lailla hajonneet ja saalisjäänteet olivat sekoittuneet puruihin. Tämän vuoksi jätin analyysistä pois esimerkiksi satunnaiset kovakuoriaisen peitinsiipien palaset, joiden alkuperää on

vaikea tarkkaan sanoa, ja yksilöiden lukumäärää mahdotonta laskea. Edellä mainitut tekijät toistuvat kuitenkin melko samanlaisina kaikenlaisissa pesäpohja-analyyseissä tutkimuksen tekijästä riippumatta, joten menetelmä on vertailukelpoinen.

Sen sijaan pesäanalyysin suorittajasta riippuvainen tekijä on se, että luiden ja lajien tunnistustaito kehittyy ajan kanssa ja vain tekemällä. Pyrin pienentämään tätä virhelähdettä tunnistamalla ja laskemalla uudestaan kymmenen ensimmäisen pesäpohjan jäänteet, kun tunsin taitojeni karttuneen. Tulokset olivat samat lukuun ottamatta joitakin yksittäisiä korjauksia. Tästä huolimatta joitakin harvinaisempia nisäkkäitä alkoi putkahdella loppupään pesäpohjista esiin, ja ilman kaikkien jäänteiden perusteellista uudelleenanalysointia on mahdotonta sanoa, johtuiko se siitä, että lehtopöllöt saalistivat vuosina 2017 ja 2018 liito-oravia ja lumikoita ja aiempina vuosina eivät, vai siitä, että opin tunnistamaan näiden nisäkkäiden luut vasta myöhemmässä vaiheessa. Havainnot olivat joka tapauksessa yksittäisiä, joten harvinaisten lajien vaikutus saalisvalinnan analyysiin on todennäköisesti marginaalinen, eikä kaikkien pesäpohjien uudelleen läpikäynti olisi muuttanut tuloksia mihinkään suuntaan.

On kuitenkin vielä lehtopöllöistä riippuva analyysiin vaikuttava tekijä, jota on tutkimusasetelmassa vaikea hallita. Sasvárin ym. (2000) mukaan pesäpoikasajan loppuvaiheessa lehtopöllönaaras tuo poikasille enemmän saalista kuin koiras. Tutkimukseni hypoteesien lähtökohtana oli, että koiras on ensisijainen ravinnonhankkija, joten analysoin ainoastaan koiraan värimuodon vaikutusta saalisvalintaan. Lehtopöllöjen pariutuminen on värimuodon suhteen satunnaista (Brommer ym. 2005), joten koiraan parina voi olla kumman värinen naaras tahansa. Jatkotutkimuksissa myös naaraan panos olisi täten hyvä ottaa huomioon, mikäli mahdollista.

5. KIITOKSET

Haluan esittää suuret kiitokset ohjaajilleni Patrik Karellille ja Katja Koskenpadolle, joiden ohjaus ja kannustava palaute on ollut korvaamatonta koko graduprojektin ajan. Kiitän loputtomasta kärsivällisyydestä sekä siitä, että olitte aina lyhyellä varoitusajalla saatavilla! Etenkin tilastollisten analyysien edessä olisin ollut voimaton ilman Patten koodaustaitoja ja opastusta. Kiitos, että pääsin mukaan mielenkiintoiseen projektiin, joka edelleen herättää uusia, mielenkiintoisia kysymyksiä lehtopöllön värimuotojen ekologiasta.

Hannu Pietiäistä kiitän pesäpohja-analyysin välineiden ja tilojen järjestämisestä, menetelmän ohjauksesta sekä saalisjäänteiden lajintunnistukseen opastamisesta.

Kannustuksesta, vertaistuesta ja painostamisesta välillä pois tietokoneen äärestä harrastamaan liikuntaa kiitos Aleksille, Pyrylle, Meepulle ja Anskulle.

Kiitän Societas Pro Fauna et Flora Fennicaa apurahasta sekä Helsingin yliopistoa Gradut valmiiksi! -stipendistä Kilpisjärven biologisella asemalla.

6. KIRJALLISUUS

- Bjärvall, A. & Ullström, S. 2010: *Suomen nisäkkäät*. — Otava. 285 s.
- Blomqvist, N. 2004: *Viirupöllön saalisvalinta – optimointia ja opportunistia muuttuvissa olosuhteissa*. — Pro gradu. Helsingin yliopisto, bio ja ympäristötieteellinen tiedekunta. 47 s.
- Brommer, J., Ahola, K. & Karstinen, T. 2005: The colour of fitness: plumage coloration and lifetime reproductive success in the tawny owl. — *Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences* 272: 935–940.
- Brommer, J., Karell, P., Pihlaja, T., Painter, J., Primmer, C. & Pietiäinen, H. 2003: Ural owl sex allocation and parental investment under poor food conditions. — *Oecologia* 137: 140–147.
- Brommer, J., Pietiäinen, H. & Kolunen, H. 2002: Reproduction and survival in a variable environment: Ural Owls (*Strix uralensis*) and the three-year vole cycle. — *The Auk* 119: 544–550.
- Da Silva, A., van den Brink, V., Emaresi, G., Luzio, E., Bize, P., Dreiss, A. & Ruru, A. 2013: Melanin-based colour polymorphism signals aggressive personality in nest and territory defence in the tawny owl (*Strix aluco*). — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67:1041–1052.
- Ducrest, A., Keller, L. & Roulin, A. 2008: Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. — *Trends in Ecology and Evolution* 23: 502–510.
- Emaresi, G., Bize, P., Altwegg, R., Henry, I., van den Brink, V., Gasparini, J. & Roulin, A. 2014: Melanin-Specific Life-History Strategies. — *The American Naturalist* 183.
- Galeotti, P. & Cesaris, C. 1996: Rufous and grey colour morphs in the Italian Tawny Owl: geographical and environmental influences. — *Journal of Avian Biology* 27: 15–20.
- Gasparini, J., Paillet, R., Bize, P. & Roulin, A. 2009: Synergistic and antagonistic interaction between different branches of the immune system is related to melanin-based coloration in nestling tawny owls — *Journal of Evolutionary Biology* 22: 2348–2353.
- Génsbøl, B., Overgaard Christensen, J. & Koskimies, P. 1997: *Peippo ja pulmunen – Suomen ja pohjolan lintuja*. — WSOY. 272 s.
- Gloger, C. W. L. 1833. Abänderungsweise der einzelnen, einer Veränderung durch das Klima unterworfenen Farben. — *Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klima's*. Breslau August Scultz. 11–24.
- Hörnfeldt, B., Hipkiss, T. & Eklund, U. 2005: Fading out of vole and predator cycles? — *Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences* 272: 2045–2049.
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Zub, K., Ruprecht, A. & Bystrowski, C. 1994: Resource use by Tawny Owls *Strix aluco* in relation to rodent fluctuations in Białowieża National Park, Poland. — *Journal of Avian Biology* 25: 308–318.
- Juutilainen, T. 1998: *Alueellisten erojen, poikasmäärän ja pesinnän ajankohdan vaikutus viirupöllön pesäpoikasajan ravintoon*. — Pro gradu. Helsingin yliopisto, Ekologian ja systematiikan laitos. 25 s.
- Karell, P. 2002: *Könsallokering och matningsinvestering hos slagugglan Strix Uralensis*. — Pro gradu. Helsingin yliopisto, Ekologian ja systematiikan laitos. 52 s.
- Karell, P. 2007: *Short- and long-term consequences of food on Ural owl Strix uralensis reproduction*. — Väitöskirja. Helsingin yliopisto, bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta. 37 s.
- Karell, P., Ahola, K., Karstinen, T., Zolei, A. & Brommer, J. 2009: Population dynamics in a cyclic environment: consequences of cyclic food abundance on tawny owl reproduction and survival. — *Journal of Animal Ecology* 78: 1050–1062.
- Karell, P., Ahola, K., Karstinen, T., Valkama, J. & Brommer, J. 2011: Climate change drives

- microevolution in a wild bird. — *Nature Communications* 2.
- Kekkonen, J., Kolunen, H., Pietiäinen, H., Karell, P. & Brommer, J. 2008: Tawny owl reproduction and offspring sex ratios under variable food conditions. — *Journal of Ornithology* 149: 59–66.
- Koli, A. 2016: *Suomen matelijat ja sammakkoeläimet*. — Metsäkustannus. 180 s.
- Koskenpato, K., Ahola, K., Karstinen, T. & Karell, K. 2016: Is the denser contour Feather structure in pale grey than in pheomelanic brown tawny owls *Strix aluco* an adaptation to cold environments? — *Journal of Avian Biology* 47: 1–6.
- Majerus, M.E.N. 1998: *Melanism: Evolution in action*. — Oxford University Press.
- Mikkola, H. 1983: *Owls of Europe*. — T & A D Poyser. Calton. 397 s.
- Nasu, Y., Murahama, S., Matsumuro, H., Ueda, K., Hirowatari, T. & Yoshiyasu, Y. 2012: Relationships between nest-dwelling Lepidoptera and their owl hosts. — *Ornithological Science* 11: 77–85.
- Obuch, J. 2011: Spatial and temporal diversity of the diet of the tawny owl (*Strix aluco*). — *Slovak Raptor Journal* 5: 1–120.
- Parmesan, C. 2006: Ecological and evolutionary responses to recent climate change. — *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637–669.
- Petty, S. 1999: Diet of tawny owls (*Strix aluco*) in relation to field vole (*Microtus agrestis*) abundance in a conifer forest in northern England. — *Journal of the Zoological Society of London* 248: 451–465.
- Piault, R., Gasparini, J., Bize, P., Jenni-Eiermann, S. & Roulin, A. 2009: Pheomelanin-based coloration and the ability to cope with variation in food supply and parasitism. — *The American Naturalist* 174: 548–556.
- Roulin, A. 2004: Covariation between plumage colour polymorphism and diet in the Barn Owl *Tyto alba*. — *Ibis* 146: 509–517.
- Roulin, A., Bize, B., Ravussin, P. & Broch, L. 2004: Genetic and environmental effects on the covariation between colour polymorphism and a life-history trait. — *Evolutionary Ecology Research* 6: 1253–1260.
- Roulin, A., Ducret, B., Ravussin, P. & Altwegg, R. 2003: Female colour polymorphism covaries with reproductive strategies in the tawny owl *Strix aluco*. — *Journal of Avian Biology* 34: 393–401.
- Roulin, A., Gasparini, J., Bize, P., Ritschard, M. & Richner, H. 2008: Melanin-based colorations signal strategies to cope with poor and rich environments. — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 507–519.
- Roulin, A. & Wink, M. 2004: Predator-prey relationships and the evolution of colour polymorphism: a comparative analysis in diurnal raptors. — *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 565–578.
- Rumbutis, S., Vaitkuvienė, D., Grašytė, G., Dagys, M., Dementavičius, D. & Treinys, R. 2017: Adaptive habitat preferences in the Tawny Owl *Strix aluco*. — *Bird Study* 64: 421–430.
- Sasvári, L., Hegyi, Z., Csörgő, T. & Hahn, I. 2000: Age-dependent diet change, parental care and reproductive cost in tawny owls *Strix aluco*. — *Acta Oecologica* 21: 267–275.
- Saurola, P. 1995: *Suomen pöllöt*. — Kirjayhtymä, Helsinki, 272 s.
- Saurola, P., Valkama, J. & Velmala, W. 2015: *Suomen rengastusatlas I*. — Luomus. 549 s.
- Schenk, K. 2018: *Värimuodon vaikutus lehtopöllön pesäpaikan valintaan*. — Pro gradu. Helsingin yliopisto, bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta. 38 s.
- Siivonen, L. & Sulkava, S. 2002. *Pohjolan nisäkkäät*. — Otava, 224 s.
- Skúlason, S. & Smith, T. 1995: Resource polymorphisms in vertebrates. — *TREE* 10: 366–370.
- Solonen, T. 2004: Are vole-eating owls affected by mild winters in southern Finland? — *Ornis Fennica* 81: 65–74.

- Solonen, T., Ahola, K. & Karstinen, T. 2015: Clutch size of a vole-eating bird of prey as an indicator of vole abundance. — *Environmental Monitoring and Assessment* 187: 588.
- Solonen, T. & Karhunen, J. 2002: Effects of variable feeding conditions on the Tawny Owl *Strix aluco* near the northern limit of its range. — *Ornis Fennica* 79: 121–131.
- Stave, M. 2015: *Prey deliveries at nests of the tawny owl (Strix aluco): diet and diel pattern*. — Pro gradu. Norwegian University of Life Sciences, Department of Ecology and Natural Resource Management. 42 s.
- Stevens, M. & Merilaita, S. 2011: *Animal Camouflage: Mechanisms and Function*. — Cambridge University Press.
- Sunde, P. 2008: Parent-offspring conflict over duration of parental care and its consequences in tawny owls *Strix aluco*. — *Journal of Avian Biology* 39: 242–246.
- Sunde, P., Overskaug, K., Bolstad, J. & Øien, I. 2001: Living at the limit: ecology and behaviour of tawny owls *Strix aluco* in a northern edge population in central Norway. — *Ardea* 89: 495–508.
- Sundell, J., O'Hara, B., Helle, P., Hellstedt, P., Henttonen, H. & Pietiäinen, H. 2013: Numerical response of small mustelids to vole abundance: delayed or not? — *Oikos* 122: 1112–1120.
- Tate, G. & Amar, A. 2017. Morph specific foraging behavior by a polymorphic raptor under variable light conditions. — *Scientific Reports* 7: 9161.
- Terraube, J., Arroyo, B., Madders, M. & Mougeot, F. 2011: Diet specialisation and foraging efficiency under fluctuating vole abundance: a comparison between generalist and specialist avian predators. — *Oikos* 120: 234–244.
- Tirri, R., Lehtonen, J., Lemmetyinen, R., Pihakaski, S. & Portin, P. 2006: *Biologian sanakirja*. — Otava. 888 s.

Paituli paikkatietopalvelu: <https://avaa.tdata.fi/web/paituli> (28.10.2018)

Social Science Statistics: <https://www.socscistatistics.com/pvalues/tdistribution.aspx> (15.04.2019)

The R Project for Statistical Computing: <https://www.r-project.org/> (10.01.2019)